

**Temperaturbedarf und Biogeographie mariner
Makroalgen – Anpassung mariner Makroalgen
an tiefe Temperaturen**

**Temperature requirements and biogeography
of marine macroalgae - Adaptation of
marine macroalgae to low temperatures**

Bettina Bischoff-Bäsmann

**Ber. Polarforsch. 245 (1997)
ISSN 0176 - 5027**

Bettina Bischoff-Bäsmann

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
D-27568 Bremerhaven

*Die vorliegende Arbeit ist die Druckfassung einer
Promotionsleistung, die in kumulativer Form erbracht und im
Dezember 1996 dem Fachbereich 2 (Biologie/Chemie) der Universität
Bremen als Dissertation vorgelegt wurde.*

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung.....	III
Summary.....	VIII
1 Einleitung.....	1
2 Zielsetzung.....	8
3 Material und Methoden.....	10
4 Publikationen.....	18
I Temperature responses of macroalgae from the tropical island Hainan (People's Republic of China).....	19
II Temperature ecotypes and biogeography of Acrosiphoniales (Chlorophyta) with Arctic-Antarctic disjunct and Arctic/cold-temperate distributions.....	29
III Temperature adaptation of the amphiequatorial green alga <i>Urospora penicilliformis</i> (Acrosiphoniales) - biogeographical implications.....	36
IV Temperature requirements for growth and survival of Antarctic Rhodophyta.....	42
V Temperature requirements and biogeography of Antarctic, Arctic and amphiequatorial seaweeds.....	52
5 Zusammenfassung der Ergebnisse.....	66
5.1 Temperaturansprüche tropischer Makroalgen aus dem Westpazifik (Publikation I).....	66
5.2 Temperaturansprüche arktisch-kalttemperierter und polar-kalttemperiert amphieäquatorialer Grünalgen (Publikationen II und III).....	67
5.3 Temperaturansprüche antarktischer Rotalgen (Publikation IV).....	68

5.4	Temperaturansprüche antarktischer, arktischer und amphiäquatorial verbreiteter Makroalgen (Publikation V).....	69
6	Diskussion.....	71
6.1	Methodische Aspekte.....	71
6.2	Temperaturansprüche tropischer Makroalgen aus dem Westpazifik.....	74
6.3	Temperatur-Ökotypen bei arktisch-kalttemperierten und polar-kalttemperiert amphiäquatorialen Grünalgen: biogeographische Folgerungen.....	82
6.3.1	Temperatur-Ökotypen.....	82
6.3.2	Temperaturadaptation an tiefe Temperaturen in Beziehung zur regionalen klimatischen Geschichte.....	86
6.3.3	Geographische Grenzen und saisonales Auftreten.....	89
6.3.4	Mögliche Wanderwege und Entwicklungsgebiete.....	95
6.4	Temperaturansprüche antarktischer Rotalgen.....	100
6.4.1	Einordnung auf Grund der Temperaturcharakteristika.....	100
6.4.2	Phytogeographische Analyse.....	105
6.5	Die Temperaturansprüche von Makroalgen aus unterschiedlichen geographischen Regionen - Anpassungsschritte an tiefe Temperaturen.....	108
7	Abschlußbetrachtung und Ausblick.....	119
8	Gesamtliteraturliste.....	120

Danksagung

Zusammenfassung

Die tropischen Regionen stellen die ältesten Lebensräume des Meeres dar. Durch die Entstehung von Temperaturprovinzen in der geologischen Vergangenheit haben sich charakteristische Algen-Floren entwickelt, die wahrscheinlich in ihrem Temperaturanspruch die paläoklimatische Geschichte der entsprechenden Region ausdrücken. Neben der Frage nach dem Zusammenhang zwischen heutigem Temperaturanspruch der Algen und der paläoklimatischen Entwicklung, stellt sich weitergehend die Frage nach der speziellen Evolution von Kaltwasserfloren. Um diese zu verstehen, ist ein Vergleich des Temperaturanspruchs möglichst vieler Arten aus verschiedenen geographischen Regionen notwendig. Daher wurden in der vorliegenden Arbeit der Temperaturbedarf für das Wachstum und die Überlebenstemperaturen (USTs, LSTs: upper or lower survival temperatures) mariner Makroalgen aus unterschiedlichen geographischen Regionen bestimmt. Es wurden untersucht:

- 26 Algenarten von der tropischen Insel Hainan (V.R. China, Westpazifik),
- kalttemperierte und polare Isolate der amphäquatorial (bipolar) verbreiteten Grünalgen *Acrosiphonia arcta* (9 Isolate) und *Urospora penicilliformis* (9 Isolate) sowie der amphiatlantisch arktisch-kalttemperierten *A. sonderi* (3 Isolate),
- 15 Rotalgen von der antarktischen König-Georg-Insel (Süd-Shetland-Inseln) und der Signy-Insel (Süd-Orkney-Inseln).

Desweiteren wurden die experimentellen Ergebnisse dieser Arbeit sowie die bisher veröffentlichten Literaturdaten über die Temperaturansprüche von Makroalgen aus den unterschiedlichen geographischen Regionen verglichen und in Zusammenhang mit der paleoklimatischen Geschichte der jeweiligen Region und der Entstehung von amphäquatorialen Verbreitungsmustern diskutiert. Dieser globale Vergleich erlaubt eine genauere Aussage über den Zeitbedarf und die möglichen Schritte einer Anpassung von Makroalgen an tiefe Temperaturen als es vorher möglich war.

Die tropischen Algenarten aus dem Westpazifik wiesen USTs in einem engen Temperaturbereich auf (32-37 °C). Diese USTs lassen sich mit denen von tropischen Algen aus dem Atlantik vergleichen. Bezüglich ihrer LSTs zeigten die

untersuchten Arten eine große Variationsbreite. 12 der pazifischen Arten wiesen LSTs zwischen 16 und 7 °C auf (*Hypnea musciformis*, *Centroceras clavulatum*, *Falkbergia hillebrandii*, *Gelidiopsis intricata*, *Halymenia maculata*, *Hypnea spinella*, *Hypnea cenomyce*, *Gracilaria changii*, *Dictyopteris repens*, *Laurencia cartilaginea*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia changii*). LSTs in diesem Temperaturbereich sowie die Temperaturansprüche für das Wachstum (Bereich: 15-30 °C, Optimum: 25-30 °C) sind ebenfalls typisch für tropisch westatlantische und amphiatlantisch (sub-) tropische Makroalgen, sowie auch für tropische Isolate von Arten mit atlantisch tropisch bis warmtemperierter Verbreitung. Diese Algen können als tropisch-stenotherme Gruppe zusammengefaßt werden, da sie nur Temperaturen bis zu ca. 10 °C tolerieren können. Die restlichen 14 pazifischen Arten zeigten LSTs in einem Temperaturbereich zwischen 6 und ≤ 1 °C (*Ulva conglobata*, *U. fasciata*, *Padina boryana*, *Dictyosphaeria cavernosa*, *Cladophora* sp., *Boodlea composita*, *Boergesenia forbesii*, *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha compressa*, *E. intestinalis*, *Gracilaria tenuistipitata*, *Monostroma nitidum*, *Struvea* sp., *Valonia aegagropila*). Die LSTs dieser Arten sind ähnlich denen von atlantischen Algen mit tropisch bis temperierter Verbreitung. Diese Algen können als tropisch-eurytherme Gruppe zusammengefaßt werden, da sie Temperaturen bis zu ($<$) 1 °C tolerieren können. Die Erniedrigung der LSTs kann als erster Schritt einer Anpassung tropischer Algen an tiefe Temperaturen interpretiert werden.

Die Untersuchungen der Temperaturansprüche der Isolate von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* von verschiedenen Standorten innerhalb des jeweiligen Verbreitungsgebietes zeigen, daß sich innerhalb dieser Arten Ökotypen hinsichtlich ihres Temperatur-Wachstumsmusters und ihrer USTs entwickelt haben. Die Isolate konnten jeweils in zwei Gruppen, eine mehr eurytherme (kalttemperierte) und eine mehr stenotherme (polare) Gruppe, eingeteilt werden. Die polaren Isolate dieser drei Arten wiesen im Vergleich zu den jeweiligen kalttemperierten Isolaten eine Verschiebung der Wachstums-optima hin zu tieferen Temperaturen sowie teilweise eine Absenkung der oberen Temperatur-Wachstumsgrenzen auf. Desweiteren zeigten die polaren Isolate ebenfalls eine Erniedrigung der USTs. Während *A. sonderi* von Helgoland sowie die kalttemperierten Isolate von *A. arcta* beider Hemisphären (Friday Harbor, Island, Färöer-Inseln, Helgoland, Halifax, Roscoff, Puerto Williams) mit optimalen bzw. sehr hohen Raten bei 15 °C wuchsen, wiesen die polaren Isolate dieser Arten hohe Wachstumsraten zwischen 0 und 10 °C und sehr geringe

Raten bei 15 °C auf. Das kalttemperierte Isolat von *A. sonderi* überlebte 25 °C, wohingegen die arktischen Isolate (Spitzbergen, Disko-Insel) nur 22 bis 23 (24) °C tolerierten. Die USTs der kalttemperierten Isolate von *A. arcta* lagen zwischen (22)23 und 25 °C und die des antarktischen (König-Georg-Insel) sowie des arktischen Isolates (Disko-Insel) bei 22 °C. Die Isolate von *U. penicilliformis* aus den kalttemperierten Regionen beider Hemisphären (Helgoland, Halifax, San-Juan-Insel, Japan, Otago-Halbinsel, Concepción) wuchsen zwischen 0 und (15) 20 °C mit ähnlich hohen Raten oder mit einem Wachstumsoptimum zwischen 5 und 15 °C, während die polaren Isolate nur einen Wachstumsbereich zwischen 0 und 15 °C aufwiesen und optimale Raten bei 0 bzw. 5 °C zeigten. Die kalttemperierten Isolate dieser Art tolerierten (24)25 bis 26 °C, während die arktischen Isolate (Spitzbergen, Disko-Insel) 23(-24) °C überlebten und das antarktische Isolat (König-Georg-Insel) nur 19 °C tolerierte.

Die arktischen Isolate von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* zeigen, daß eine Kaltwassergeschichte von höchstens 3 Millionen Jahren wie sie in der Arktis vorliegt, für eine Veränderung der Temperatur-Wachstumsoptima und -Wachstumsbereiche sowie für eine geringe Absenkung der USTs ausreichend sein kann. Für eine stärkere Erniedrigung der UST scheint dagegen ein längerer Zeitraum notwendig zu sein, wie es bei dem Isolat von *U. penicilliformis* aus der Antarktis, die seit mindestens 14 Millionen Jahren durch tiefe Temperaturen charakterisiert ist, deutlich wird. Da das antarktische und das arktische Isolat von *A. arcta* gleiche USTs aufweisen, kann vermutet werden, daß *U. penicilliformis* auf Grund der stark abgesenkten UST des antarktischen Isolates, einen früheren Kontakt mit den tiefen Temperaturen der Antarktis als *A. arcta* hatte.

Die relativ geringen Unterschiede in den USTs der kalttemperierten Isolate beider Hemisphären von *Acrosiphonia arcta* (22-23[25] °C) und *Urospora penicilliformis* ([24]25-26 °C) deuten darauf, daß sich die Arten in den temperierten Regionen einer der beiden Hemisphären entwickelt und die tropische Region in einem noch nicht langzurückliegenden geologischen Zeitraum überquert haben. Aufgrund ihrer USTs wäre beiden Arten eine Passage über den Äquator während der pleistozänen Temperaturerniedrigungen möglich gewesen. Allerdings konnten *A. arcta* und *U. penicilliformis* durch ihre engen Temperatur-Wachstumsbereiche bei den glazialen tropischen Temperaturen nicht wachsen (und sich nicht reproduzieren), was auf eine „sprunghafte“ Überquerung der tropischen Region während glazialer Temperaturerniedrigungen

deutet. Die Daten wurden in Hinblick auf mögliche Entstehungsgebiete und Wanderwege diskutiert. Desweiteren wurden anhand der ermittelten Temperaturansprüche die saisonale Entwicklung der Arten und die Natur ihrer Verbreitungsgrenzen in Zusammenhang mit den heutigen lokalen Temperaturbedingungen erörtert.

Die antarktischen Rotalgen konnten aufgrund ihres Temperaturbedarfs für das Wachstum und ihrer USTs ebenfalls in eine „eurytherme“ und eine stenotherme Gruppe eingeteilt werden. Zu der mehr „eurythermen“ Gruppe gehörten *Rhodymenia subantarctica*, *Phyllophora ahnfeltioides*, *Gymnogongrus antarcticus* und *Rhodochorton purpureum*, die zwischen 0 und 10 °C mit optimalen Raten bei 0 oder 5 (bis 10) °C wuchsen. Ihre USTs sowie die von *Bangia atropurpurea*, *Porphyra endiviifolium* und *Delesseria lancifolia* lagen zwischen 22 und 16 °C. Da diese Arten Temperaturen in einem ähnlichen Bereich wie die meisten endemisch arktischen und arktisch-kalttemperierten Algen überleben, aber einen niedrigeren Temperaturbedarf für das Wachstum zeigen, kann vermutet werden, daß sie einen längeren Kontakt mit tiefen Temperaturen hatten als arktische Arten. Zu der stenothermen Gruppe gehörten *Ballia callitricha*, *Gigartina skottsbergii*, *Phyllophora antarctica*, *Georgiella confluens*, *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides* und *Plocamium cartilagineum*, die nur bei 0 °C oder zwischen 0 und 5 °C mit optimalen Raten bei 0 oder 5 °C wuchsen. Ihre USTs sowie die von *Phycodrys austrogeorgica* lagen zwischen 14 und 7 °C. Die Arten dieser Gruppe müssen einen sehr viel längeren Kontakt mit den tiefen Temperaturen der Antarktis gehabt haben als die Algen der „eurythermen“ Gruppe. *Georgiella confluens*, *Gigartina skottsbergii*, *Pantoneura plocamioides* und *Plocamium cartilagineum* waren wahrscheinlich noch länger tiefen Temperaturen ausgesetzt als die anderen Arten der stenothermen Gruppe oder als antarktische Grün- und Braunalgen, da sie die niedrigsten Temperaturansprüche, die bisher in Makroalgen gefunden wurden, aufwiesen.

Die Temperatur-Wachstumsmuster der untersuchten Rotalgen wurden in Zusammenhang mit den heutigen Temperaturen der Standorte, an denen die Algen gesammelt wurden, gebracht. Dabei zeigte sich, daß fast alle Arten, bis auf *Rhodymenia subantarctica*, sehr gut an die Temperaturbedingungen ihrer Isolationsorte angepaßt sind. Die phytogeographische Analyse ergab, daß nur wenige der Verbreitungsgrenzen durch den hier ermittelten Temperaturbedarf für das Wachstum und/oder das Überleben der jeweiligen Art bestimmt werden. Die Daten weisen auf die Entwicklung von Temperatur-Ökotypen innerhalb

vieler Arten hin (*Rhodymenia subantarctica*, *Ballia callitricha*, *Gigartina skottsbergii*, *Bangia atropurpurea*, *Rhodochorton purpureum*, *Plocamium cartilagineum*).

Der Vergleich der Temperaturansprüche von Makroalgen aus den unterschiedlichen geographischen Regionen ergab, daß tropisch bis temperierte Algen im Vergleich zu (sub)tropischen Arten eine Absenkung der LSTs und der Temperatur-Wachstumsbereiche und -optima aufweisen. Temperierte und polare Arten zeigen neben einer weiteren Absenkung der bereits genannten Temperaturansprüche ebenfalls eine Absenkung der USTs. Dabei ist der Temperaturbedarf von kalttemperierten nordatlantischen Arten etwas höher als der von kalttemperierten nordostpazifischen Arten. Arktisch-kalttemperierte Arten zeigen eine weitere Erniedrigung der Temperaturansprüche und können mit Algen aus der kalttemperierten Region von Südamerika verglichen werden. Der Temperaturbedarf endemisch arktischer Algen läßt sich mit dem antarktisch-kalttemperierter Arten vergleichen und endemisch antarktische Arten weisen den niedrigsten Temperaturbedarf auf. Die Unterschiede hinsichtlich der Temperaturansprüche dieser Gruppen können mit der Dauer des Kontaktes der Algen mit tiefen Temperaturen in Zusammenhang gebracht werden.

Der erste Schritt der Anpassung von Makroalgen an tiefe Temperaturen ist die Zunahme der Kältetoleranz sowie die Erweiterung des Wachstums- und Reproduktionsbereiches hin zu tiefen Temperaturen. Dieses zeigt sich im Vergleich zu (sub)tropischen Arten bei rezenten Algen mit tropisch bis temperierter Verbreitung. Zu den weiteren Schritten gehören der Verlust der Fähigkeit zur Reproduktion und zum Wachstum bei hohen Temperaturen ($\geq 15-20\text{ }^{\circ}\text{C}$), sowie Temperaturen $\geq 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ zu überleben. Dieser „Temperatur-Typ“ ist in endemisch arktischen und arktisch-kalttemperierten Algen, die seit etwa 3 Millionen Jahren tiefen Temperaturen ausgesetzt sind, veranschaulicht. Der letzte Schritt der Anpassung an tiefe Temperaturen beinhaltet den Verlust der Fähigkeit zum Wachstum und zur Reproduktion bei Temperaturen ≥ 5 bis $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ sowie eine starke Reduzierung der UST bis hin zu 7 bis $14\text{ }^{\circ}\text{C}$. Dieser „Temperatur-Typ“ ist für endemisch antarktische Algen, die seit mindestens 14 Millionen Jahren tiefen Temperaturen ausgesetzt sind, charakteristisch.

Summary

The oldest marine habitats are those of the tropical regions. Due to the formation of temperature provinces in ancient geological times characteristic algal floras have developed, which reflect the paleoclimatological history of the respective region in their temperature requirements. Besides the question of the relationship between the temperature requirement of recent algae and the climatological development, the specific evolution of cold-waterflora was of interest, and, a comparison of the temperature requirements of various species from different geographic regions was undertaken. The aim of the present study was to investigate the temperature requirements for growth and survival (USTs, LSTs: upper or lower survival temperatures) of macroalgae from the following geographic regions:

- 26 algal species from the tropical island of Hainan (P.R. China, West Pacific),
- cold-temperate and polar isolates of the amphi-equatorial (bipolar) distributed green algae *Acrosiphonia arcta* (9 isolates) und *Urospora penicilliformis* (9 isolates), as well as the amphi-atlantic arctic to cold-temperate *A. sonderi* (3 isolates),
- 15 red algal species from the Antarctic King George Island (South Shetland Islands) and Signy Island (South Orkney Islands).

Furthermore, the results of this study were compared with previously published data on temperature requirements of macroalgae from different geographic regions, and were discussed in relation to the paleoclimatic history of the various regions and in relation to the origin of amphi-equatorial distribution patterns. This allowed for the first time the demonstration of relationships between climatological changes in the geological past and the global evolution of cold water macroalgae. In particular, the time periods necessary for adaptation to low temperatures were circumscribed more precisely than was previously possible.

The macroalgae from the tropical island of Hainan investigated here had UST's in the range between 32-37 °C, which were also found in macroalgae from the tropical Atlantic. With regard to their LST's the species investigated showed high variations: 12 species had LST's between 16 and 7 °C (*Hypnea*

musciformis, *Centroceras clavulatum*, *Falkbergia hillebrandii*, *Gelidiopsis intricata*, *Halymenia maculata*, *Hypnea spinella*, *Hypnea cenomyce*, *Gracilaria changii*, *Dictyopteris repens*, *Laurencia cartilaginea*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia changii*). Their LST's and temperature requirements for growth (range: 15-30 °C, optimum: 25-30 °C) were mostly similar to those of tropical W Atlantic and amphi-Atlantic (sub)tropical macroalgae as well as to tropical isolates of species with an Atlantic tropical to warm-temperate distribution. These species can be summarized as tropical-stenothermal group, because they have a limited low temperature survival (approx. ≥ 10 °C). The remaining 14 species had LST's between 6 and ≤ 1 °C (*Ulva conglobata*, *U. fasciata*, *Padina boryana*, *Dictyosphaeria cavernosa*, *Cladophora* sp., *Boodlea composita*, *Boergesenia forbesii*, *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha compressa*, *E. intestinalis*, *Gracilaria tenuistipitata*, *Monostroma nitidum*, *Struvea* sp., *Valonia aegagropila*). Their LST's were mostly similar to those of Atlantic macroalgae with a tropical to (warm-) temperate distribution. These species can be summarized as tropical-eurythermal group, because they have a much better survival potential at low temperatures (down to ≤ 1 °C). The lowering of LSTs is regarded as the first step of adaptation to low temperatures in tropical macroalgae.

The investigations on the temperature requirements of *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* and *Urospora penicilliformis* from several localities within their distribution areas showed the development of ecotypes with regard to temperature-growth patterns and USTs. The isolates within these species can be separated into two groups, a more eurythermal (cold-temperate) and a more stenothermal (polar) group. In the polar isolates of the three species temperature growth ranges were narrower, and the growth optima and UST's were at lower temperatures compared to cold-temperate strains. While *A. sonderi* from Helgoland as well as the cold-temperate isolates of *A. arcta* from both Hemispheres (Friday Harbor, Island, Färöer Islands, Helgoland, Halifax, Roscoff, Puerto Williams) grew with relatively high or optimal growth rates at 15 °C, polar isolates had very low rates at this temperature and showed growth optima between 0 and 10 °C. The cold-temperate isolate of *A. sonderi* survived 25 °C, whereas the Arctic strains (Spitzbergen, Disko Island) had USTs of 22 to 23 (24) °C. The UST of the cold-temperate isolates of *A. arcta* were between (22)23 and 25 °C, i.e. slightly higher than those of the polar strains (King George Island, Disko Island) at 22 °C. The cold-temperate isolates of *U. penicilliformis* from both Hemispheres (Helgoland, Halifax, San Juan Island, Japan, Otago Peninsula, Concepción) grew between 0

and (15) 20 °C with almost equal growth rates or a growth optimum between 5 and 15 °C, while the polar strains grew only between 0 and 15 °C with optimal growth at 0 or 5 °C. The USTs of the cold-temperate isolates were between (24)25 to 26 °C, whereas the Arctic strains (Spitzbergen, Disko Island) survived 23 to 24 °C and the Antarctic isolate (King George Island) only 19 °C.

The Arctic isolates of *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* and *Urospora penicilliformis* showed, that a cold water history of ca. 3 Million years in the Arctic can be sufficient for changes in the temperature growth ranges and optima as well as for small changes of UST. For stronger reduction of USTs, longer time periods are probably necessary as exemplified in the isolate of *U. penicilliformis* from Antarctica, where low temperatures have existed for at least 14 Million years. As the Arctic and the Antarctic strain of *A. arcta* had the same UST, it is assumed, by reason of its more strongly reduced UST, that *U. penicilliformis* had an earlier contact with the Antarctic cold-water environment than did *A. arcta*.

The relatively uniform USTs of the cold-temperate isolates from both Hemispheres of *Acrosiphonia arcta* (22-23[25] °C) and *Urospora penicilliformis* ([24]25-26 °C) indicate that both species may have developed in the temperate regions of one of the hemispheres and crossed the tropical region in a the recent geologic past. The data strongly indicate the possibility of dispersal across the equator into the other hemisphere during Pleistocene lowering of seawater temperatures in the tropics. Growth (and reproduction), however, would not have been possible during passage across the tropics due to the narrow temperature-growth window. This favors a migrationist jump onto the other hemisphere. Possible migration routes, seasonal development and the nature of geographical boundaries are discussed in relation to the data obtained for temperature requirements in the context of the present local temperature regimes.

The red algal species from Antarctica investigated here can also be separated into a "eurythermal" and a stenothermal group. The eurythermal group including *Rhodymenia subantarctica*, *Phyllophora ahnfeltioides*, *Gymnogongrus antarcticus* und *Rhodochorton purpureum*, grew between 0 and 10 °C with optimum values at (0) 5 (10) °C. The UST's of these species and of *Bangia atropurpurea*, *Porphyra endiviifolium* und *Delesseria lancifolia* were between 22 and 16 °C. As these species survived temperatures within a similar range to that tolerated by most endemic Arctic or Arctic/cold-temperate species, but exhibited a lower temperature demand for growth, it can be supposed that they had an

earlier contact with low temperatures than Arctic species. The stenothermal group including *Ballia callitricha*, *Gigartina skottsbergii*, *Phyllophora antarctica*, *Georgiella confluens*, *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides* and *Plocamium cartilagineum*, grew at 0 or ≤ 5 °C with optimum values at 0 or 5 °C. The UST's of these species and of *Phycodrys austrogeorgica* were between 14 and 7 °C. The species of this group must have had an even earlier contact with the Antarctic cold-water environment than the species of the "eurythermal" group. *Georgiella confluens*, *Gigartina skottsbergii*, *Pantoneura plocamioides* and *Plocamium cartilagineum* were probably longer exposed to low temperatures than the other species of this group or Antarctic green and brown algae since these species showed the lowest temperature requirements so far determined in seaweeds.

The temperature growth pattern of the investigated red algal species were discussed in the context of the present local temperature regimes at the localities where they were collected. Almost all red algal species, except *Rhodymenia subantarctica*, are very well adapted to the prevailing temperatures at their collection sides. Moreover an attempt was made to explain the geographic distribution of individual species by the temperature requirements determined in this study. Few of the distribution limits are determined by the temperature growth and/or survival characteristics. In many species (*Rhodymenia subantarctica*, *Ballia callitricha*, *Gigartina skottsbergii*, *Bangia atro-purpurea*, *Rhodochorton purpureum*, *Plocamium cartilagineum*) the development of temperature ecotypes is evident.

The comparison of the temperature requirements of macroalgae from different geographical regions showed that algae with a tropical to temperate distribution have lower LSTs and temperature-growth ranges as well as optima. Temperate and polar species showed a further lowering of these temperature requirements and additionally, a lowering of the USTs. The temperature requirements of cold temperate N Atlantic species were somewhat higher than those of cold-temperate NE Pacific species. Arctic cold-temperate species showed a further lowering of the temperature requirements and can be compared with cold-temperate species from southernmost South America. Endemic Arctic macroalgae corresponded to many Antarctic cold-temperate species in their temperature responses, and endemic Antarctic species exhibited the lowest temperature requirements. The differences with regard to the temperature requirements of these

groups can be related to different times of exposure of the algae to low temperatures.

In conclusion, the first steps in the adaptation of tropical macroalgae to low temperatures were an increase in cold tolerance and the broadening of growth and reproduction ranges to low temperatures. Compared with (sub-) tropical algae, this is evident in recent species with tropical to temperate distribution. Further steps were the increase of growth and reproduction rates at low temperatures, as well as the loss of ability to grow and reproduce at ≥ 15 to 20°C and to survive temperatures $\geq 20^{\circ}\text{C}$. This temperature response type is exemplified in endemic Arctic and Arctic cold-temperate seaweeds exposed to low temperatures since about 3 My. The last steps in the adaptation to low temperatures included the loss of ability to grow and reproduce at ≥ 5 or 10°C and a strong reduction in the UST down to 7 to 14°C . This temperature response type is typical for endemic Antarctic species exposed to cold waters for at least 14 My.

1 Einleitung

Die geographischen Verbreitungsmuster mariner Organismen sind eng mit der Entwicklung der Ozeane im Laufe der Erdgeschichte verknüpft. Durch die Kontinentalverschiebung im Erdaltertum drifteten Kontinente auseinander bzw. zusammen und dementsprechend öffneten oder schlossen sich Ozeane. Es entstanden neue Küstenlinien und freie Habitate, Barrieren wurden geschaffen bzw. zerstört, und dieses lässt sich heute in dem weltweiten Verbreitungsmuster mariner Makroalgen wiederfinden. Während dieser geologischen Prozesse können Ozeane eine Barriere, aber auch ein Verbreitungsmedium darstellen. Durch die unterschiedliche Einstrahlung in hohen Breiten und niedrigen Breiten entstanden Temperaturgradienten und Temperaturprovinzen, in denen sich charakteristische Algen-Floren entwickelt haben. Die Frage, inwieweit der Temperaturanspruch von rezenten Makroalgen mit der paläoklimatischen Entwicklung der entsprechenden Regionen in Zusammenhang steht, stellt ein hoch interessantes evolutionsbiologisches und zum Teil auch noch offenes Problem in den Naturwissenschaften dar.

Am Ende des Paläozoikums, vor etwa 230 Millionen (Mio.) Jahren, bestand wahrscheinlich eine einheitliche Landmasse, die Pangaea. Diese war umgeben von einem einzigen Ozean, der Panthalassa. Mit Beginn des Mesozoikums setzte die Fragmentierung der Pangaea ein, wobei sich ein Nordkontinent, Laurasia, von einem Südkontinent, Gondwana, trennte. Dabei begann sich vor ca. 200 Mio. Jahren das heutige Afrika und Südamerika von Nordamerika zu trennen und der tropische Teil des atlantischen Ozeans (Zentralatlantik, Karibik und der Golf von Mexiko, Lüning 1990) entstand. Durch das Auseinanderdriften des heutigen Eurasiens und Afrika wurden die Superkontinente durch einen durchgehenden marinen Verbindungsweg, dem tropischen zirkumglobalen Tethysmeer, voneinander getrennt (vor ca. 135 Mio. Jahren, frühe Kreide, Abb. 1). Die Temperaturen des tropischen Oberflächengewässers haben wahrscheinlich seit dem frühen Präkambrium, vor 700 Mio. Jahren, 33 °C nie wesentlich überschritten (Schopf 1980). Eine drastische Erniedrigung der tropischen Wassertemperaturen erfolgte beim Übergang vom Eozän zum Oligozän (vor etwa 35 Mio. Jahren), wobei der Durchschnittswert von 27 °C (Frühtertiär und heute) bis auf 20 °C abfiel (Grant-Meckie 1979). Durch den ununterbrochenen Warmwassergürtel, der erst im Tertiär vor etwa 17 Mio.

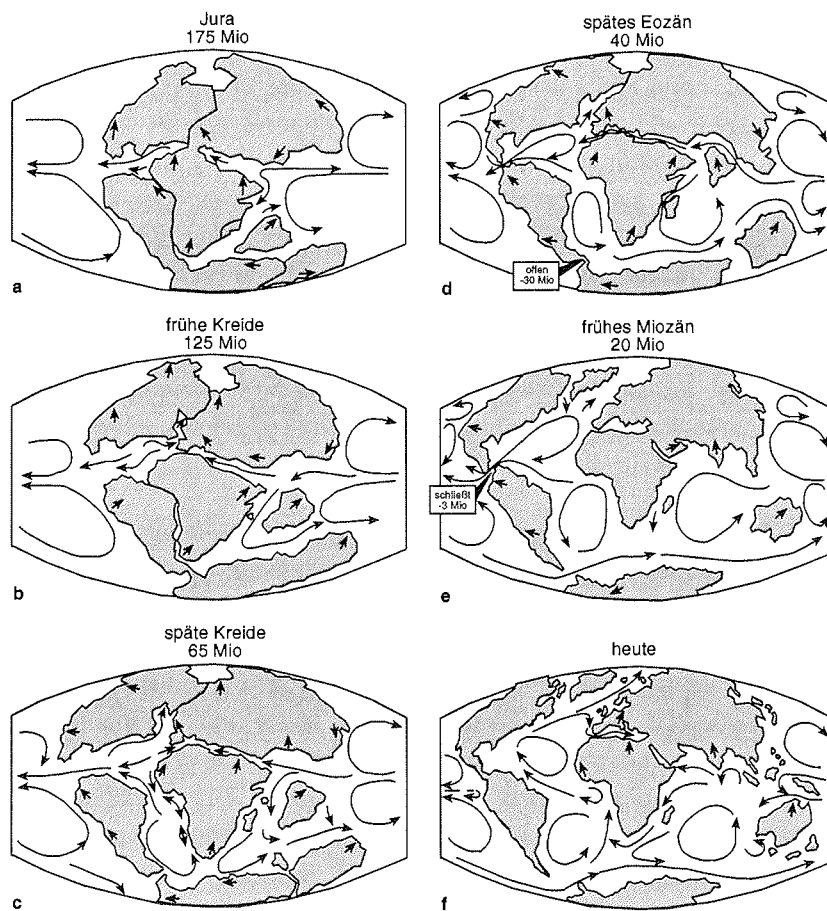


Abb.1: Schematische Darstellung der globalen Paleogeographie und der wichtigsten Meeresströmungen (nach Williams *et al.* 1993 in van Oppen 1995). Erläuterungen siehe Text.

Jahren mit der Schließung des Seeweges zwischen dem Indischen Ozean und dem Mittelmeer (Meerenge von Suez) und vor 3-4 Mio. Jahren mit der Entstehung der zentralamerikanischen Landbrücke (Panama) unterbrochen wurde, läßt sich die relativ große Ähnlichkeit der jeweiligen Algenflora der heutigen tropischen Regionen erklären (Lüning 1990).

In der Kreidezeit existierte das tropische Tethysmeer sowie der pazifische und der frühe arktische Ozean als „Ausbuchtung“ des nördlichen Pazifiks. Im Süden trennte sich im späten Mesozoikum Ostgondwana (Antarktika, Australien und Neuseeland) von Westgondwana (Südamerika und Afrika) und Indien. Die Landmasse von Ostgondwana bildete in dieser Zeit die südliche pazifische Grenze. Während der Kreidezeit lagen die Wassertemperaturen im frühen arktischen Ozean noch um 10 bis 14 °C höher als heute. Auch für das Oberflächenwasser im Bereich des antarktischen Kontinents, der zu dieser Zeit noch mit Australien verbunden war, werden ähnliche Temperaturen angegeben (Lüning 1990, Arntz *et al.* 1994). An diesen nördlichen und südlichen Küsten mögen sich warmtemperierte Algen als Vorläufer der heutigen Kaltwasseralgen entwickelt haben.

Die Öffnung des Atlantiks (Auseinanderdriften von Südamerika und Afrika [früheres Westgondwana]) setzte sich in der Kreidezeit, einhergehend mit der Verkleinerung des Pazifiks (dem alten Superozean) fort, wobei sich die nördlichen Küsten des Nordatlantiks erst während des Tertiärs formten. Vor etwa 60 Mio. Jahren (frühes Tertiär) wurden der pazifische und der arktische Ozean durch eine Landbrücke, die heutige Beringstraße, getrennt. Zu dieser Zeit hatte der Nordatlantik einen durchgehenden Kontakt mit dem Südatlantik, wohingegen er nach Norden noch durch eine Schwelle in Höhe Island - Färöer vom Nordpolarmeer abgeschlossen war. Die Öffnung des Nordatlantiks zum Nordpolarmeer über die Norwegen-Grönlandsee entstand erst vor etwa 21 Mio. Jahren. Ein Austausch von Florenelementen zwischen dem Nordpazifik und dem Nordatlantik via den arktischen Ozean konnte nur im späten Tertiär nach der Öffnung der Beringstraße (vor ca. 3,5 Mio. Jahren) erfolgen, wodurch der heutige große Unterschied in der Artenzusammensetzung der benthischen Flora beider Regionen zu erklären ist (Lüning 1990).

Im Süden zerbrach Ostgondwana vor etwa 40-50 Mio. Jahren (Tertiär, frühes Eozän) in Antarktika und Australien, worauf Australien nach Norden und der antarktische Kontinent nach Süden driftete. Dabei waren bis vor etwa

35 Mio. Jahren Südamerika und die Westantarktis noch durch eine Landbrücke miteinander verbunden. Die zirkumantarktische Meeresströmung (Westwinddrift) begann als ununterbrochener Wasserring nach der Zerstörung dieser Landverbindung, der Bildung der Drake-Passage und der Bildung einer Tiefwasser-Passage zwischen Ostantarktika und Neuseeland / Tasmanien (vor ca. 26 Mio. Jahren, Oligozän). Die heutige Ähnlichkeit in den kalttemperierten Regionen der Südhemisphäre und dem antarktischen Kontinent hinsichtlich der Algenflora läßt sich zum einen durch die Westwinddrift und zum anderen durch die ehemalige Zusammengehörigkeit zum südlichen Superkontinent erklären (Lüning 1990).

Die tropischen Regionen stellen die ältesten Lebensräume dar. Sogar während der Eiszeiten des Pleistozäns (vor ca. 2 Mio. - 18 000 Jahren) verloren sie ihren Warmwassercharakter nicht. Erste Untersuchungen über die Temperaturtoleranz tropischer Algenarten von Venezuela und Puerto Rico wurden in Kurzzeittesten (12 stündige Expositionszeit) von Biebl (1962) durchgeführt. Auch neuere Untersuchungen über den Temperaturbedarf konzentrierten sich hauptsächlich auf Algenisolate aus dem tropischen bis warmtemperierten Atlantik (McLachlan und Bird 1984, Yarish *et al.* 1984, Cambridge *et al.* 1987, 1990, Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996a, b, Pakker und Breeman 1996). Über tropisch pazifische Arten stehen dagegen nur wenige Daten über 4 Rotalgenarten [*Ceratodictyon intricatum* (C. AGARDH) R.E. NORRIS, *Digenea simplex* (WULFEN) C. AGARDH, *Gracilaria bursapastoris* (GMEL.) SILVA, *G. coronifolia*, J. AGARDH] und 1 Grünalge [*Cladophoropsis membranacea* (C. AGARDH) BOERGESEN] zur Verfügung (McLachlan und Bird 1984, Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996a, b). Ausgehend von diesen Langzeittesten (2 bis 12 Wochen) weisen (sub-)tropische Arten einen Überlebensbereich zwischen 9-20 und 30-37 °C auf. Desweiteren konnte gezeigt werden, daß sie zwischen 15 (20) und 30 (35) °C mit optimalen Raten zwischen 20 und 30 °C wachsen (Werte in Klammern geben Ausnahmen an). Soweit bisher bekannt sind tropische Algen also besonders gut an die seit langer Zeit in ihrem Lebensraum vorherrschenden hohen Temperaturen angepaßt.

Die heute auf beiden Hemisphären existierenden Kaltwasser-Algenfloren haben sich in Folge der großen Abkühlungen seit dem Tertiär ausgebildet. Besonders große Abkühlungssprünge ereigneten sich vor ungefähr 40 Mio. Jahren im späten Eozän und vor etwa 10-15 Mio. Jahren im späten Miozän. Der in allen geologischen Zeiträumen bestehende tropische Warmwassergürtel wirkte als Barriere zwischen den sich entwickelnden Kaltwasserfloren der Nord-

und Südhemisphäre. Aus dieser geographischen Isolation erklären sich die fundamentalen Unterschiede zwischen den kalttemperierten und polaren Algenflore beider Hemisphären. Allerdings gibt es neben nur auf einer Halbkugel verbreiteten Algentaxa auch einzelne amphiäquatorial (bipolar) verbreitete Gattungen und Arten. Für das Vorkommen von amphiäquatorial verbreiteten Arten, d.h. Arten, die in beiden Hemisphären auftreten, aber in der tropischen Region fehlen, gibt es zwei mögliche Erklärungen: zum einen können sich diese Arten frühzeitig (im Tertiär) von einem tropischen Entstehungszentrum in beide Hemisphären ausgebreitet haben und erst später in der tropischen Region ausgestorben sein. Zum anderen können sich die Kaltwasserarten in einer der beiden Hemisphären entwickelt und die tropische Region während Glazialperioden überquert haben (van den Hoek 1982 a, b, Lüning 1990). Dabei kann sich die Passage über den Äquator während der Temperaturniedrigungen und daraus resultierender Verengung der tropischen Region im Tertiär oder während der pleistozänen Eiszeiten ereignet haben.

Van den Hoek *et al.* (1990) vermuten, daß amphiäquatorial kalttemperierte Arten wie die Braunalge *Desmarestia viridis* (O. F. MÜLLER) LAMOUROUX, deren Populationen in der Südhemisphäre *D. confervoides* (BORY) RAMIREZ ET PETERS genannt werden, den tropischen Gürtel wahrscheinlich vor den Glazialzeiten des Pleistozäns überquert haben. Molekularbiologische Untersuchungen an sich schnell verändernden Transkriptionsfreiräumen der ribosomalen DNA von *D. viridis* / *D. confervoides* und der Grünalge *Acrosiphonia arcta* (DILWYN) J. AGARDH aus beiden Hemisphären deuten allerdings auf eine rezente Entstehung der heute disjunkten Verbreitung beider Arten, möglicherweise erst während des Höhepunktes der letzten pleistozänen Vereisung vor 18 000 Jahren (van Oppen *et al.* 1993). Die Temperaturen des tropischen Oberflächenwassers während des Höhepunktes der letzten pleistozänen Glazialzeit lagen an den Ostküsten der Ozeane im Sommer bei etwa 26-27 °C und im Winter bei etwa 23-25 °C (CLIMAP 1981). Die Gametophyten von kalttemperiert amphiäquatorial verbreiteten Braunalgen (darunter auch *D. viridis* / *D. confervoides*) weisen obere Überlebensstemperaturen zwischen 25-28 °C auf (Peters und Breeman 1992, tom Dieck 1993, Bischoff und Wiencke unveröffentlichte Daten). Daher wäre eine Überquerung der tropischen Region während dieser Zeit möglich gewesen. Aufgrund ihres niedrigen Temperaturbedarfs für die Reproduktion ($\leq 15[20]$ °C) hätten sich diese Braunalgen allerdings während der Wanderung über den Äquator nicht reproduzieren können. Über die heute amphiäquatorial

verbreiteten Grünalgen *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* (ROTH) ARESCHOUG liegen dagegen nur wenige physiologische Daten vor (Fortes und Lüning 1980, Wiencke und tom Dieck 1990, Bischoff und Wiencke 1993).

Während in der Antarktis die Vergletscherung vor etwa 38 Mio. Jahren einsetzte, mit einem ersten Höhepunkt der Vereisung vor ungefähr 14 Mio. Jahren, begann diese Entwicklung im Nordpolarmeer erst vor 2,5-3 Mio. Jahren (Flohn 1984, Crowley und North 1991). Das Südpolarmeer als Ringozean hat keine Land- und Schelfbrücken nach Norden und ist von Tiefsee umgeben, während die Schelfe der Arktis kontinuierlich in die borealen Kontinentalränder übergehen (Hempel 1987). Aus dieser Situation erklärt sich der unterschiedlich hohe Anteil von Endemiten innerhalb der arktischen und antarktischen Algenflora. Es sind heute in der Arktis nur 5 endemische Makroalgenarten bekannt, die in ihrer Verbreitung aber auch in kalttemperierte Regionen vordringen. Im Gegensatz dazu kommen in der Antarktis zahlreiche Endemiten vor. Ihr Anteil wird auf ca. 35-40 % der Flora des westantarktischen Kontinents geschätzt (Lüning 1990, Clayton 1994).

Endemisch antarktische und einige antarktisch-kalttemperierte Arten weisen im Vergleich zu endemisch arktischen und arktisch-kalttemperierten Algen einen niedrigeren Temperaturbedarf für das Wachstum und die Reproduktion sowie niedrigere Toleranztemperaturen auf (z. B. Bolton und Lüning 1982, Lüning 1984, tom Dieck 1989, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990, Bischoff und Wiencke 1993). Dieses läßt sich durch den deutlich längeren Kaltwassercharakter der antarktischen Region (siehe oben) erklären. Dabei bezieht sich das Wissen über die Temperaturansprüche von Makroalgen aus der antarktischen Region vorwiegend auf Braun- und einige Grünalgen. Von antarktischen Rotalgen sind nur wenige fragmentarische Daten über *Palmaria decipiens* (REINSCH) RICKER, *Iridaea cordata* (TURNER) BORY, *Phyllophora antarctica* A. ET E.S. GEPP und *Gigartina skottsbergii* (BORY) SETCHELL ET GARDNER bekannt (Ohno 1984, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990). Ausgehend von diesen Untersuchungen wachsen endemisch antarktische sowie einige antarktisch-kalttemperierte Algen nur bei Temperaturen ≤ 5 oder 10 (15) °C mit optimalen Raten bei 0 oder 5 (10) °C und überleben auch nur 11 bis 13 (18) °C (Delépine und Asensi 1976, Ohno 1984, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990).

Die unterschiedlichen Temperaturansprüche von Warm- und Kaltwasseralgen hängen vermutlich mit der Dauer des Kontaktes zu hohen (tropischen)

oder niedrigen (polaren) Temperaturen zusammen. Die tropischen Regionen stellen die ältesten der temperaturmäßig charakterisierten Lebensräume des Meeres dar. Durch die Entstehung von Temperaturprovinzen haben sich charakteristische Algen-Floren entwickelt, die wahrscheinlich in ihrem Temperaturanspruch die paläoklimatische Geschichte der entsprechenden Region ausdrücken. Dabei stand aufgrund der frühen Vereisung der Antarktis in der Südhemisphäre ein längerer Zeitraum für die Entwicklung von Kaltwasseralgen als auf der Nordhemisphäre zur Verfügung. Der Nordpazifik mit seinen geschlossenen Küstenlinien stand seit dem Mesozoikum mit dem frühen arktischen Ozean in Verbindung, während sich die nördlichen Küsten des jüngeren Nordatlantiks erst während des Tertiärs formten (siehe oben). Es stellt sich jedoch nicht nur die Frage nach dem Zusammenhang zwischen heutigem Temperaturanspruch der Algen und paläoklimatischer Veränderung, sondern viel mehr nach der speziellen Evolution von Kaltwasserfloren. Um im globalen Kontext die Entwicklung von Kaltwasserfloren zu verstehen, ist ein Vergleich des Temperaturanspruchs möglichst vieler Arten aus verschiedenen geographischen Regionen notwendig.

2 Zielsetzung

Das Wissen über den Temperaturbedarf tropisch bis warmtemperierter Algenarten beschränkt sich heute vorwiegend auf Arten aus dem Atlantik. Ein Ziel dieser Arbeit war es daher, einen größeren Überblick über den Temperaturanspruch von Algen aus dem tropischen W Pazifik zu bekommen und mit dem von Algen aus dem tropischen Atlantik zu vergleichen. Dafür wurde die Temperaturtoleranz von 12 Rot-, 2 Braun- und 12 Grünalgen sowie das Temperatur-Wachstumsmuster von 4 Rotalgen, die auf der tropischen Insel Hainan (V.R. China) isoliert wurden, untersucht.

Ein weiteres Ziel dieser Arbeit war es, den Temperaturbedarf für das Wachstum sowie die oberen Überlebens Temperaturen der amphiäquatorial verbreiteten Grünalgen *Acrosiphonia arcta* und *Urospora penicilliformis* zu untersuchen, um den Grad der Erniedrigung der tropischen Wassertemperaturen für die postulierte Äquatorüberquerung zu bestimmen. Da bereits frühere Untersuchungen auf die Ausbildung von Temperaturökotypen in diesen Arten hindeuteten (Fortes und Lüning 1980, Wiencke und tom Dieck 1990, Bischoff und Wiencke 1993), wurden in dieser Arbeit Isolate von verschiedenen Standorten aus dem jeweiligen Verbreitungsgebiet untersucht, um den Grad der physiologischen Divergenz zu bestimmen. Unter diesem Gesichtspunkt wurden ebenfalls Isolate der arktisch-kalttemperierten amphiatlantisch verbreiteten Art *Acrosiphonia sonderi* untersucht. Die Daten geben einen Hinweis auf die möglichen Entstehungsgebiete und Wanderwege von *A. arcta* und *U. penicilliformis* und auf die Temperaturbedingungen die für die Entwicklung von Kaltwasserarten notwendig sind. Desweiteren sollte anhand der Daten die saisonale Entwicklung und die Natur der Arealgrenzen dieser Arten diskutiert werden.

Viele Rotalgen wachsen ausschließlich im Sublitoral und einige Arten sind als Tiefenalgen bekannt. Diese Tiefenalgen sind in der Lage, in großer Meerestiefe unter extrem niedrigen Lichtbedingungen zu wachsen und auch langfristig zu überleben. Auf Grund dieser physiologischen Anpassung ist es vorstellbar, daß diese Pflanzen auch während der Glazialzeiten sogar in Regionen, die saisonal nur wenige Wochen eisfrei waren, z.B. auf der antarktischen Halbinsel oder geographisch benachbarten Inseln in einer Art Refugium überleben konnten. Wenn diese Theorie stimmt, dann könnten antarktische Rotalgen eine noch stärkere Anpassung an tiefe Temperaturen als antarktische Grün-

oder Braunalgen aufweisen. Daher war es ein weiteres Ziel dieser Arbeit, den Temperaturbedarf für das Wachstum und das Überleben von 15 antarktischen Rotalgen, die auf der König-Georg-Insel (Süd-Shetland-Inseln) und auf der Signy-Insel (Süd-Orkney-Inseln) isoliert wurden, zu untersuchen. Darunter befanden sich 6 endemisch antarktische und 6 antarktisch-kalttemperierte Arten, sowie 3 Arten mit kosmopolitischer Verbreitung.

Abschließend sollten die Ergebnisse dieser Arbeit und die aus der Literatur verfügbaren Daten über die Temperaturansprüche von Makroalgen verschiedener biogeographischer Regionen verglichen werden, um den Zeitbedarf und die möglichen Schritte einer Anpassung an tiefe Temperaturen aufzeigen zu können.

3 Material und Methoden

Die Untersuchungen des Temperaturbedarfs für das Wachstum und der Temperaturtoleranz wurden an unialgalen Kulturen durchgeführt. Die untersuchten Algenarten und ihre Isolationsorte (vgl. Abb. 2) sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Die Algen wurden zunächst in 1-2 l Bechergläsern angezogen. In dieser Vorkultur sowie auch in allen Versuchen wurde grundsätzlich membranfiltriertes (Sartorius Sartobran II, 0,2 µm), nach Provasoli (1968) angereichertes Nordseewasser (33 ‰) verwendet. Dabei wurde der im Originalrezept angegebene Tris-Puffer (Tris(hydroxymethyl)-aminomethan) durch einen HEPES- Puffer (2-[4-(2-Hydroxyethyl)-1-piperazinyl]-ethansulfonsäure) ersetzt. Die Medien wurden ständig mit membranfiltrierter Preßluft belüftet und in ein- bis zweiwöchigen Abständen gewechselt. Zur Beleuchtung dienten, wie auch in allen Versuchen, Tageslicht-Neonröhren (Osram L58/W19). Die jeweiligen Photonenfluenzraten (siehe unten) wurden durch den Lampenabstand oder mit Hilfe grauer neutraler Plastikfolie (Cinelux 209, Fa. Strand Lighting , Braunschweig) eingestellt und mit einem LI-COR Quantum Radiometer LI 185 B, ausgerüstet mit einem LI-190 SB 2π Quantum-Sensor, gemessen. Die Algen wurden bei einer Photonenfluenzrate zwischen 10 und 25 µmol m⁻² s⁻¹ (gemessen am Boden der Kulturgefäße) kultiviert. Die tropischen Algen wurden bei 20-25 °C und einem Licht:Dunkel (L:D) Rhythmus von 12:12 Stunden gehalten. Die Isolate von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* wurden bei 10 °C und einem L:D Rhythmus von 18:6 Stunden und die antarktischen Rotalgen bei 0 °C und einem L:D Rhythmus von 16:8 Stunden kultiviert. Die verschiedenen L:D Rhythmen wurden in den jeweiligen Untersuchungen beibehalten.

Toleranztemperatur-Versuche

Die Toleranztemperaturen der Algenarten und -isolate wurden in 1 °C Schritten untersucht. Bei den tropischen Algen wurde die obere und untere, bei den kalttemperierten und polaren Isolaten nur die obere Toleranztemperatur bestimmt. Als Versuchsgefäße dienten mit Medium gefüllte 250 ml Glasflaschen mit Glasdeckel. Die Versuchsserien (3-6 Parallelansätze) wurden in temperaturgeregelten (± 0,1 °C) Haake D8-V Wasserbädern und bei einer Photonenfluenzrate von 7 bis 15 µmol m⁻² s⁻¹ (gemessen am Boden der gefüllten Wasserbäder) durchgeführt. Abhängig von der Temperatur der Vorkultur (siehe oben) und den zu testenden Temperaturen, wurden die Ansätze für je einen Tag bei den dazwischenliegenden Temperaturen (5 °C- Intervall) gehalten, um eine

langsame Erwärmung bzw. Abkühlung des Mediums zu gewährleisten. Die Expositionsdauer betrug 2 Wochen, an die sich eine mindestens 4-wöchige Nachkultivierung unter "günstigen" Bedingungen anschloß. Dazu wurden die Algen in Petrischalen umgesetzt und in der jeweiligen Temperatur der Vorkultur bei geringen Photonenfluenzraten (7 bis $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) gehältert. Als Überlebenskriterium galt der Neuaustrieb der Algenthalli.

Wachstumsversuche

Das Wachstum der Algen wurde in 5°C -Schritten in einem der Herkunft entsprechenden Temperaturbereich (15 bis 30°C für die tropischen Algen, 0 bis (15) 20°C für die kaltemperierten und polaren Algen) untersucht. Die Versuche wurden in temperaturgeregelten ($\pm 1^\circ\text{C}$) Kulturräumen durchgeführt. Die Versuchsserien wurden aus der jeweiligen Vorkulturbedingung (siehe oben) in die Untersuchungstemperaturen überführt. Unterschied sich die Versuchstemperatur um $\geq 10^\circ\text{C}$ von der der Vorkultur, wurden die Ansätze für je einen Tag bei der(den) dazwischenliegenden Versuchstemperatur(en) (5°C -Abstände) gehältert, um eine langsame Aufwärmung bzw. Abkühlung der Medien zu gewährleisten. Als Versuchsgefäße dienten 600 bzw. 1000 ml Bechergläser. Bei jedem Versuchsansatz (6 Parallelproben pro Temperatur) wurde darauf geachtet, daß sich die Algen im gleichen Entwicklungszustand befanden. Bei den Wachstumsversuchen mit den tropischen Rotalgen (*Laurencia changii*, *L. cartilaginea*, *Hypnea cenomyce* und *H. spinella*) sowie mit den Isolaten von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* wurde eine Photonenfluenzrate von $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (gemessen am Boden der Kulturgefäße) eingestellt. Die Versuche mit den antarktischen Rotalgen wurden bei einer Photonenfluenzrate von $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*Phyllophora ahnfeltioides*, *Rhodochorton purpureum*, *Ballia callitricha*, *Georgiella confluens*) oder $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*Rhodymenia subantarctica*, *Gymnogongrus antarcticus*, *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides*, *Phyllophora antarctica*, *Gigartina skottsbergii*, *Plocamium cartilagineum*) durchgeführt.

Die Wachstumsraten wurden über die Zunahme des Frischgewichtes bestimmt. Die Versuchsdauer betrug je nach Art zwischen 5 und 11 Wochen, wobei das Frischgewicht in ein- bis zweiwöchigen Abständen bestimmt wurde (ausgenommen: *Acrosiphonia arcta* von den Färöer-Inseln und der König-Georg-Insel, *Urospora penicilliformis* von Helgoland und der König-Georg-Insel; siehe unten). Innerhalb einer Art wurde jeweils das gleiche Ausgangsfrischgewicht eingesetzt. Bei den relativ kleinen tropischen Rotalgen sowie bei den

Isolaten von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* wurde jeweils nach den routinemäßigen Frischgewichtsbestimmungen die Algenbiomasse auf das Ausgangsfrischgewicht ($0,02$ bzw. $0,03 \pm 0,001\text{g}$) reduziert. Bei den antarktischen Rotalgen variierte das Ausgangsfrischgewicht je nach Art zwischen $0,016 (\pm 0,001)$ g und $0,1 (\pm 0,02)$ g. Die spezifischen Wachstumsraten ($\% \text{ Tag}^{-1}$) wurden für jedes Meßintervall berechnet und gegen die Zeit aufgetragen, um die Akklimatisierung des Wachstums an die jeweilige Temperatur verfolgen zu können. Eine Art galt als an die jeweilige Temperatur akklimatisiert, wenn sich die Wachstumsraten zweier aufeinanderfolgender Meßintervalle nicht signifikant unterschieden. Zur Beschreibung der Temperatur-Wachstumsmuster wurden die Wachstumsraten des letzten Meßintervalls benutzt.

Bei den Versuchsansätzen mit *Acrosiphonia arcta* von den Färöer-Inseln und der König-Georg-Insel sowie *Urospora penicilliformis* von Helgoland und der König-Georg-Insel betrug die Versuchsdauer abweichend von den übrigen Versuchen 28 Tage (± 1 Tag), wobei sich die Algen vor Beginn der Versuchsphasen 7 Tage (± 1 Tag) in der jeweiligen Temperatur und Lichtbedingung kultiviert wurden (siehe oben). Die spezifischen Wachstumsraten wurden durch die Bestimmung des Ausgangsfrischgewichtes (zum Zeitpunkt t_7) und des Endgewichtes (zum Zeitpunkt t_{28}) berechnet.

Die spezifische Wachstumsrate, ausgedrückt als die prozentuale Gewichtszunahme pro Tag, wurde nach folgenden Formeln berechnet:

$$\text{Relative Wachstumsrate (relative growth rate: RGR)} = \ln (W_t / W_i) \Delta t^{-1} \quad (1)$$

$$\text{Zunahme Tag}^{-1}: W_{t+1} / W_t = e^{\text{RGR}}, \quad (2)$$

wobei für W_i = das Ausgangsfrischgewicht [g]; W_t = das Frischgewicht [g] am Tag t und Δt = die Versuchsdauer in Tagen eingesetzt wurde.

Der potentielle monatliche Biomassezuwachs der Algenisolate in den durchschnittlichen Monatstemperaturen der Wasseroberfläche ihres Isolationsortes wurde nach der Formel 3 berechnet und als Prozent des höchstmöglichen monatlichen Zuwachses (Temperatur-Wachstumsoptimum) ausgedrückt.

$$W_m = W_i e^{\text{RGR} \Delta t}, \quad (3)$$

wobei W_m das potentielle Frischgewicht nach 30 Tagen ausdrückt und für W_i = das Ausgangsfrischgewicht [g]; RGR = die relative Wachstumsrate (Formel 1) und Δt = das Zeitintervall in Tagen [30 Tage] eingesetzt wurde. Die durchschnittlichen Monatstemperaturen der Wasseroberfläche an den verschiedenen Isolationsorten stammen aus dem U.S. Navy Atlas (1981).

An dieser Stelle sei angemerkt, daß die Daten zum Temperaturbedarf für das Wachstum und Überleben der grönländischen Isolate von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* von Bischoff und Wiencke (1993) und von *A. arcta* und *U. penicilliformis* von der König-Georg-Insel von Wiencke und tom Dieck (1990) stammen. Sie wurden an dieser Stelle zur besseren Einschätzung der Ergebnisse und der sich daraus ergebenden Diskussion mit berücksichtigt.

Tabelle 1: Untersuchte Algenarten und ihre Isolationsorte (Code-Nummern vgl. Abb. 2).

Algenarten / Lebensstadium Systematische Stellung	Isolationsort/ Code-Nr.	Isolator/in	Kultur- Nr.
Rhodophyta			
Bangiales			
<i>Bangia atropurpurea</i> (Roth) C. Ag., Gametophyt	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2116
<i>Porphyra endiviifolium</i> (A. et E.S. Gepp) Chamb., Gametophyt	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	M. Clayton/ C. Wiencke 1994	2098
Nemaliales			
<i>Falkenbergia hillebrandii</i> (Bornet) Falkenberg	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackh.) Le Jol.	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>Rhodochorton purpureum</i> (Lightf.) Rosenv.	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2098
Cryptonemiales			
<i>Halymenia maculata</i> J. Ag., Gametophyt	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>H. maculata</i> , Tetrasporophyt	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
Gigartinales			
<i>Gelidiopsis intricata</i> (Ag.) Vickers	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>Gracilaria changii</i> (Xia et Abbott) Abbott, Chang et Xia	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>G. tenuistipitata</i> Chang et Xia var. <i>liui</i> Chang et Xia, männlicher Gametophyt	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>Hypnea cenomyce</i> J. Ag.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>H. musciformis</i> (Wulfen) Lamx. var. <i>esperii</i> J. Ag.	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>H. spinella</i> (C. Ag.) Kütz.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Gigartina skottsbergii</i> (Bory) Setchell et Gardner, Gametophyt	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	C. Wiencke 1986	2007
<i>Phyllophora ahnfeltioides</i> Skottsberg	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2099
<i>Phyllophora antarctica</i> Skottsberg	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2105
<i>Plocamium cartilagineum</i> (L.) Dixon	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	110
Rhodymeniales			
<i>Rhodymenia subantarctica</i> R. W. Ricker, weiblicher Gametophyt	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	M. Clayton/ C. Wiencke 1994	2117

Tabelle 1: Fortsetzung

Algenarten / Lebensstadium Systematische Stellung	Isolationsort/ Code-Nr.	Isolator/in	Kultur- Nr.
Ceramiales			
<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Ag.) Mont.	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>Laurencia cartilaginea</i> Yamada	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Laurencia changii</i> sp. nov., weiblicher Gametophyt	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Ballia callitricha</i> (Ag.) Kützting	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2102
<i>Delesseria lancifolia</i> (Hooker) Ag., Gametophyt	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1993	2124
<i>Georgiella confluens</i> (Reinsch) Kylin	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2101
<i>Gymnogongrus antarcticus</i> Skottsberg, Gametophyt	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2104
<i>Myriogramme mangini</i> (Gain) Skottsberg	Signy-Insel ¹⁴ , Süd-Orkney-Inseln	P. Brouwer/ C. Wiencke 1993	2097
<i>Pantoneura plocamioides</i> Kylin	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1992	2100
<i>Phycodrys austrogeorgica</i> Skottsberg	König-Georg-Insel ¹³ , Süd-Shetland-Inseln	H. Klöser/ C. Wiencke 1994	89/36
Phaeophyta			
Dictyotales			
<i>Dictyopteris repens</i> (Okam.) Boerg.	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
<i>Padina boryana</i> Thivy	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
Chlorophyta			
Cladophorales			
<i>Cladophora vagabunda</i> (L.) van den Hoek	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Cladophora</i> spec.	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	
Ulvales			
<i>Enteromorpha compressa</i> (L.) Grev.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Enteromorpha intestinales</i> (L.) Link	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Monostroma nitidum</i> Wittr.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Ulva conglobata</i> Kjellm.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>U. fasciata</i> Delile	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
Siphonocladales			
<i>Boergesenia forbesii</i> (Harv.) Feldm.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Boodlea composita</i> (Harv.) Brand	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forssk.) Boerg.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Struvea</i> spec.	Hainan ¹	B. Bischoff 1992	
<i>Valonia aegagropila</i> C. Ag.	Hainan ¹	I. Bartsch 1990	

Material und Methoden

Tabelle 1: Fortsetzung

Algenarten / Lebensstadium Systematische Stellung	Isolationsort/ Code-Nr.	Isolator/in	Kultur- Nr.
Acrosiphoniales			
<i>Acrosiphonia sonderi</i> (Kützinger) Kornmann	Helgoland ⁴ ,	K. Lüning 1978	1119
	Spitzbergen ⁷ ,	C. Wiencke 1991	1130
<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) J. Ag.	Disko-Insel ⁸ , Grönland	C. Wiencke 1990	
	Roscoff, Frankreich ³	M. van Oppen 1991	1147
	Helgoland ⁴	B. Bischoff 1990	1083
	Färöern ⁵	K. Lüning 1980	1082
	Grotta-Insel ⁶ , Island	K. Gunnarson 1991	1150
	Disko-Insel ⁸ , Grönland	C. Wiencke 1990	1120
	Halifax ⁹ , Neuschottland	I. Novaczek 1991	1145
	Friday Harbor ¹⁰ ,	J. Olsen 1991	1149
	Washington		
	Puerto Williams ¹² ,	C. Wiencke 1986	1026
	Chile		
	König-Georg-Insel ¹³ ,	C. Wiencke 1987	
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Areschoug	Süd-Shetland-Inseln		
	Helgoland ⁴ ,	C. Wiencke 1990	1080
	Spitzbergen ⁷	C. Wiencke 1991	1135
	Disko-Insel ⁸ , Grönland	C. Wiencke 1990	1104
	Halifax ⁹ , Neuschottland	I. Novaczek 1991	1145
	San-Juan-Insel ¹⁰ ,	A. Peters 1991	1144
	Washington		
	Hokkaido ² , Japan	H. Kawai 1991	1143
	Otago Peninsula ¹⁵ ,	M. van Oppen 1991	1142
	Neuseeland		
	Concepción ¹¹ , Chile	A. Peters 1991	1055
	König-Georg-Insel ¹³ ,	C. Wiencke 1986	1001
	Süd-Shetland-Inseln		

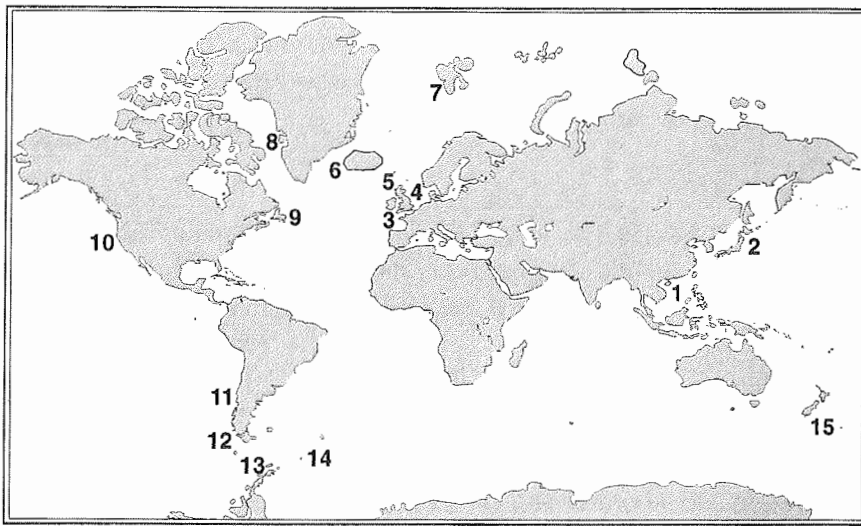


Abb. 2: Isolationsorte der untersuchten Algenarten (Code-Nummern siehe Tab.1).

4 Publikationen

Nachfolgend werden die Abstracts sowie die Tabellen und Abbildungen der dieser Synopsis zugrundeliegenden Publikationen dargestellt. In dem Kapitel 5, Zusammenfassung der Ergebnisse, auf den Seiten 66 bis 70 wird auf diese Daten Bezug genommen.

- I. B. Bischoff-Bäsmann, I. Bartsch, B. Xia & C. Wiencke (1997). Temperature responses of macroalgae from the tropical island Hainan. *Phycological Research* **45**: 91-104.
- II. B. Bischoff & C. Wiencke (1995a). Temperature ecotypes and biogeography of Acrosiphoniales (Chlorophyta) with Arctic-Antarctic disjunct and Arctic/cold-temperate distributions. *European Journal of Phycology* **30**: 19-27.
- III. B. Bischoff & C. Wiencke (1995b). Temperature adaptation in strains of the amphi-equatorial green alga *Urospora penicilliformis* (Acrosiphoniales): biogeographical implications. *Marine Biology* **122**: 681-688.
- IV. B. Bischoff-Bäsmann & C. Wiencke (1996). Temperature requirements for growth and survival of Antarctic Rhodophyta. *Journal of Phycology* **32**: 525-535.
- V. C. Wiencke, I. Bartsch, B. Bischoff, A.F. Peters & A.M. Breeman (1994). Temperature Requirements and Biogeography of Antarctic, Arctic and Amphiequatorial Seaweeds. *Botanica Marina* **37**: 247-259.

Temperature responses of macroalgae from the tropical island Hainan (P.R. China)

Bettina Bischoff-Bäsmann¹, Inka Bartsch², Bangmei Xia³ and Christian Wiencke¹

¹Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Am Handelshafen 12, D 27570 Bremerhaven, Germany,

²Helgoland Biological Station, Hamburg Centre, Notkestraße 31, D 22607 Hamburg, Germany and ³Institute of Oceanology, Academia Sinica, 7 Nan Hai Road, Qingdao 266-71, P.R. China

SUMMARY

The temperature tolerances of 24 tropical macroalgae collected on Hainan Island (P.R. China) were investigated. For some isolates, growth response curves were also determined. The upper survival temperatures (USTs, 32–37 °C) of these tropical west Pacific strains are similar to those of tropical Atlantic species. With regard to their lower survival temperatures (LSTs) the species investigated show high variations: 12 species have LSTs between 16 and 7 °C (*Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamx. var. *esperii* J. Ag., *Centroceras clavulatum* (C. Ag.) Mont., *Falkenbergia hillebrandii* (Bornet) Falkenberg, *Gelidopsis intricata* (Ag.) Vickers, *Halymenia maculata* J. Ag., *Hypnea cenomyce* J. Ag., *Hypnea spinella* (C. Ag.) Kütz., *Gracilaria changii* (Xia et Abott) Abott, Chang et Xia, *Dictyopteris repens* (Okam.) Boerg., *Laurencia cartilaginea* Yamada, *Gelidium pusillum* (Stackh.) Le Jol., *Laurencia* sp.). Their LSTs and temperature requirements for growth (range: 15–30 °C, optimum: 25–30 °C) are mostly similar to those of tropical west Atlantic and amphi-Atlantic

(sub)tropical macroalgae as well as to tropical isolates of species with an Atlantic tropical to warm-temperate distribution. The remaining 12 species have LSTs between 6 and ≤ 1 °C (*Ulva conglobata* Kjellm., *Ulva fasciata* Delile, *Padina boryana* Thivy, *Dictyosphaeria cavernosa* (Forssk.) Boerg., *Boodleia composita* (Harv.) Brand, *Boergesenia forbesii* (Harv.) Feldm., *Cladophora vagabunda* (L.) van den Hoek, *Enteromorpha compressa* (L.) Grev., *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, *Gracilaria tenuistipitata* Chang et Xia var. *liui* Chang et Xia, *Monostroma nitidum* Wittr. and *Valonia aegagropila* C. Ag.). Their LSTs are mostly similar to those of Atlantic macroalgae with a tropical to (warm-) temperate distribution. The results are discussed with respect to the factors which may have triggered the development of the temperature requirements of the various species.

Key words: growth, macroalgae, survival, temperature demands, tropical west Pacific.

Table 1: Investigated macroalgal species from the island of Hainan, location, date of collection and isolator (Regions: 1, Sanya; 2, Meixia; 3, Haikou; 4, Shalao, see Fig. 1).

Algal species/Life history stage Systematic position	Location	Date of collection	Isolator
Rhodophyta			
Nemaliales			
<i>Falkenbergia hillebrandii</i> (Bornet) Falkenberg	West Coral Islet ¹	20.11.1990	Bartsch
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackh.) Le Jol.	Luhuitou ¹	18.11.1990	Bartsch
Cryptonemiales			
<i>Halymenia maculata</i> J. Ag., gametophyte	West Coral Islet ¹	20.11.1990	Bartsch
<i>H. maculata</i> , tetrasporophyte	West Coral Islet ¹	20.11.1990	Bartsch
Gigartinales			
<i>Gelidiopsis intricata</i> (Ag.) Vickers	Luhuitou ¹	18.11.1990	Bartsch
<i>Gracilaria changii</i> (Xia et Abbott) Abbott, Chang et Xia	Meixia ²	9.4.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>G. tenuistipitata</i> Chang et Xia var <i>liui</i> Chang et Xia, male gametophyte	Haikou ³	5.11.1990	Bartsch
<i>Hypnea cenomyce</i> J. Ag.	Meixia ²	9.4.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>H. musciformis</i> (Wulsen) Lamx. var <i>esperii</i> J. Ag.	Xiao Dong Hai ¹	16.11.1990	Bartsch
<i>H. spinella</i> (C. Ag.) Kütz.	Tian Ya Hai Jiao ¹	16.3.1992	Bischoff-Bäsmann
Ceramiales			
<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Ag.) Mont.	Yalongbay ¹	25.11.1990	Bartsch
<i>Laurencia cartilaginea</i> Yamada	Meixia ²	9.4.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>Laurencia</i> sp. *, female gametophyte	Meixia ²	9.4.1992	Bischoff-Bäsmann
Phaeophyta			
Dictyotales			
<i>Dictyopteris repens</i> (Okam.) Boerg.	Tian Ya Hai Jiao ¹	17.11.1990	Bartsch
<i>Padina boryana</i> Thivy	Shalao ⁴	16.11.1990	Bartsch
Chlorophyta			
Cladophorales			
<i>Cladophora vagabunda</i> (L.) van den Hoek	Xiao Dong Hai ¹	28.3.1992	Bischoff-Bäsmann
Ulinales			
<i>Enteromorpha compressa</i> (L.) Grev.	Linchan ²	7.4.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>Enteromorpha intestinales</i> (L.) Link	Linchan ²	7.4.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>Monostroma nitidum</i> Witt.	Linchan ²	7.4.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>Ulva conglobata</i> Kjellm.	Xiao Dong Hai ¹	22.3.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>U. fasciata</i> Delle	Meixia ²	8.4.1992	Bischoff-Bäsmann
Siphonocladales			
<i>Boergesenia forbesii</i> (Harv.) Feldm.	Xiao Dong Hai ¹	22.3.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>Boodlea composita</i> (Harv.) Brand	West Coral Islet ¹	20.3.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forssk.) Boerg.	Xiao Dong Hai ¹	28.3.1992	Bischoff-Bäsmann
<i>Valonia aegagropila</i> C. Ag.	Shalao ⁴	7.11.1990	Bartsch

* described in Xia and Bartsch (in prep.) as *Laurencia changii*

Table 2A,B: Lower and upper survival temperatures of the algal species investigated, determined after two week exposures to the given temperatures (x = species alive; - = species dead, no growth during 4wk postculture under favourable conditions. Each isolate was tested in 3-6 experiments and the result of each experiment is given. C = Chlorophyta; R = Rhodophyta; P = Phaeophyta; I = intertidal; S = subtidal; g = gametophyte; t = tetrasporophyte).

Table 2A: Species with limited low-temperature survival.

Algal species	Temperature (°C)																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	//	30	31	32	33	34	35	36	37	38	Lower survival temp. (°C)	Upper survival temp. (°C)
I, S R <i>Hypnea musciformis</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	16	34
I, S R <i>Centroceras clavulatum</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	13	33
S R <i>Falkenbergia hillebrandii</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	13	33
low I R <i>Gelidiopsis intricata</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	13	35
S R <i>Halymenia maculata</i> , t																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	12	34
R <i>Halymenia maculata</i> , g																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	9	34
I R <i>Hypnea cenomyce</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	11	34
I R <i>Hypnea spinella</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	11	32
I P <i>Dictyopteris repens</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	10	33
I R <i>Gracilaria changii</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	9	35
I R <i>Laurencia cartilaginea</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	8	34
I R <i>Gelidium pusillum</i>																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	8	35
R <i>Laurencia</i> sp.																		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	7	34

Table 2B: Species with much better survival potential at low temperature.

Algal species	Temperature °C																		Lower survival temp.(°C)	Upper survival temp.(°C)					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	//								
I C <i>Ulva conglobata</i>				---	---	XX	XX	XX	XX	XX								XX	XX	XX	XX	XX	---	36	34
I C <i>Ulva fasciata</i>				---	---	XX	XX	XX	XX	XX								XX	XX	XX	XX	---	---	33	33
I,S P <i>Padina boryana</i>					XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX						XX	XX	XX	XX	---	---	34	34
I,S C <i>Dictyosphaeria cavernosa</i>				---	XX	XX	XX	XX	XX	XX								XX	XX	XX	XX	XX	XX	4	36
I C <i>Boodlea composita</i>			XX																					2	36
I C <i>Boergesenia forbesii</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX		XX	XX	XX	XX	XX	XX	35	35
I C <i>Cladophora vagabunda</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX		XX	XX	XX	XX	XX	XX	36	36
I C <i>Enteromorpha compressa</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX		XX	XX	XX	XX	XX	XX	36	36
I C <i>Enteromorpha intestinalis</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX		XX	XX	XX	---	---	---	33	33
R <i>Gracilaria tenuistipitata</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX											XX	XX	XX	XX	XX	XX	≥36	≥36
I C <i>Monostroma nitidum</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX												XX	XX	XX	XX	---	---	34	34
I C <i>Valonia aegagropila</i>	XX	XX	XX	XX														XX	XX	XX	XX	XX	XX	37	37

Table 3: Temperature requirements of tropical macroalgae. Abbreviations: C = Chlorophyta, R = Rhodophyta, P = Phaeophyta, g = gametophyte, t = tetrasporophyte, s: sporophyte, * several isolates from the location were investigated, a: occurred also in the Indo-West-Pacific, b: occurred also in the Atlantic, LST: lower survival temperatures determined after 2 or 8 wk and UST: upper survival temperatures, determined after 2 wk exposure to the respective temperatures and post-culture of 4 wk under favourable conditions, += 4-8 wk survival-tests. Growth were determined in 1-5 wk exposure time (lengths, cell number or weight increase), ++: 3-10 d growth-tests (length increase), +++: 4-10 wk growth-tests, photographic observation, 1: Pakker *et al.* (1994), 2: Pakker *et al.* (1995), 3: Pakker *et al.* (1996a), 4: Pakker & Breeman (1996), 5: Pakker *et al.* (1996b), 6: Cambridge *et al.* (1984), 7: Cambridge *et al.* (1987), 8: Cambridge *et al.* (1990), 9: McLachlan & Bird (1984), 10: Yarish *et al.* (1984).

Algal species	Location, Life history stage	LST		UST	Growth range/ optimum	References
		2wk	8wk			
tropical W Atlantic						
R <i>Botryocladia spinulifera</i> W. Taylor & Abbott	U.S.Virgin Islands	13-15	19/20	33/34		2
	Netherlands Antilles*	13-18	16-18	33/34		2
R <i>Dictyurus occidentalis</i> J. Agardh	U.S.Virgin Islands	13-15	16-18	30-32		
R <i>Gracilaria mammillaris</i> (Mont.) Howe	Florida	11-15+		32/33+	15-34/20	9
R <i>Gracilaria debilis/wrightii</i> (Frank.) Borg.	St. Lucia	11-15+		32/33+	20-30/20-28	9
R <i>Heterosiphonia gibbesii</i> (Harvey) Fensholt	U.S.Virgin Islands, t	11/12	13-15	33/34		2
R <i>Haloplegma duperrae</i> ^{2A} Montagne	U.S.Virgin Islands	16-18	16-18	30-32		2
P <i>Dictyopteris justii</i> Lamouroux	U.S.Virgin Islands	13-15	13-15	≥35	20-30/25-28	2
G <i>Chamaedoris peniculum</i> (Solander) Lamouroux	U.S.Virgin Islands	≤10	16-18	33/34		2
G <i>Cladophoropsis sundanensis</i> ^{2A} Reinhold	Netherlands Antilles	11/12	16-18	35		1
G <i>Cladophora submarina</i> Grunow frat. ex Schramm & Mazzi	Curaçao	6-10+		≥35+	15-35 (30)++	7
(sub-)tropical E Atlantic						
G <i>Microdictyon calodictyon</i> (C. Agardh) Dawson	Cape Verde Islands*	9-12	13-15	30-32	18-30/25	4
	Canary Islands	≤5	≤5	33/34	15-30/25	4
amphi-Atlantic-(sub-)tropical						
R <i>Bryothamnion triquetrum</i> (S.G. Greene) Howe	U.S.Virgin Islands	11/12	13-15	33/34		2
R <i>Ceramium nitens</i> ^{2A} (C. Agardh) J. Agardh	U.S.Virgin Islands, t	11/12	16-18	33/34		2
R <i>Ceratodictyon intricatum</i> ^{2A} (C. Agardh) R.E. Norris	U.S.Virgin Islands, t	13-15	16-18	33/34		2, 3
	Netherlands Antilles*	11/12	13-16	33/34		3
	Cape Verde Islands*	11-15	13-18	33/34		3
	Hainan Island*, t	9-12	13-18	≥35		3
R <i>Coelothrix irregularis</i> ^{2A} (Harvey) Borgesen	U.S.Virgin Islands, t	16-18	16-18	33/34		2
	Netherlands Antilles, t	13-15	16-20	33/34	20-30/28	2
R <i>Lophocladia trichoclados</i> (C. Agardh) Schmitz	U.S.Virgin Islands, t	13-15	13-15	33/34	20-30/25(-30)	2, 3
	Canary Islands*, t	11-15	13-18	33/34	18(20)-30/ 25(30)	3
P <i>Dictyopteris delicatula</i> ^{2A} Lamouroux	U.S.Virgin Islands, s	13-15	16-18	33/34		2, 3
	Netherlands Antilles*, s	11-15	13-18	33/34		2, 3
	Cape Verde Islands*	11-12(15)	13-18	33/34		3
	Egypt (Red Sea), s	13-15	16-18	33/34		3
G <i>Ermodesmis verticillata</i> (Kützeng.) Borgesen	U.S.Virgin Islands*	≤5	6-8	≥35		2, 3
	Netherlands Antilles	≤5	≤5	≥35		3
	Cape Verde Islands*	≤5	6-8	≥35		3
	Canary Islands*	≤5	6-8	≥35		3
G <i>Struvea anastomosans</i> ^{2A} (Harvey)	U.S.Virgin Islands	≤5	13-15	≥35		1
Piccione & Grunow	Brazil	6-10	13-15	≥35		1

Table 3: continued

Algal species	Location, Life history stage	LST		UST	Growth range/ optimum	References
		2wk	8wk			
tropical-warmtemp. and Mediterranean						
R <i>Digenea simplex</i> ^a (Wulson) C. Agardh	U.S.Virgin Islands, g	16-18	16-18	35-37		5
	Netherlands Antilles*, t	11/12	13-15	≥36		2,5
	Cape Verde Islands*, t	9/10	13-15	35-37		5
	Canary Islands*, t	≤5	11/12	35-37		5
	Egypt (Red Sea), t	≤5	6-8	35-37		5
	W Australia, t	≤5	11/12	35-37		5
R <i>Solieria tenera</i> (J. Ag.) Wynne & Taylor	Port Isabell (Texas), g	0+		35+	0-35/(15-)20-30+++	10
R <i>Wurdemannia miniata</i> ^a (Duby) J. Feldman & Hamel	U.S.Virgin Islands	9/10	13-15	34	18-30/25(-28)	2, 4
	Cape Verde Islands, t	11/12	16-18	33/34	20-30/25-30	4
	Canary Islands*	6-8	13-15	33/34	18-30/(18)20-25(30)	4
	Egypt (Red Sea)	11/12	16-18	33/34		4
G <i>Cladophora coelothrix</i> Kützling	Brittany	≤0 (5+)		≥35(+)	(5)10-30/25-30++	6, 7
	Curaçao	10+		≥35+	20-30/30++	7
G <i>Cladophora prolifera</i> (Rostk) Kützling	Corsica	≤0-5+		≥35+	15-30/25++	7
G <i>Cladophoropsis membranacea</i> ^a (C. Agardh) Boergesen	U.S.Virgin Islands*	≤5	13-15	34/35	18-32/23-32	1, 2
	Netherlands Antilles	≤5	13-15	34/35	18-32/30-32	1, 2
	Cape Verde Islands*	≤5	11-15	34/35		1
	Mauritania	≤5	11/12	34/35	18-32/30-32	1
	Canary Islands*	≤5 (5-10)	11/12	34/35	18-32/25-30	1
	Syria (Mediterranean)	≤5	6-10	≥36		1
	Egypt (Red Sea)	≤5	6-10	36/37	18-≥35/30-≥35	1
	Hawaii	≤5	13-15	≥36		1
G <i>Microdictyon boergesenii</i> Setchell	Bahama Islands	9/10	13-15	32	20-30/25-30	2, 4
G <i>Microdictyon tenuis</i> (C. Agardh) Dalsgaard	Mediterranean	9/10	11-12	30-32	15-30/20-30	4
G <i>Valonia utricularis</i> ^a (Rostk) C. Agardh	Cape Verde Islands	≤5	6-8	30-32	18-30/25	4
	Canary Islands*	0	0 ₁₉	30-32	15-25/20-25	4
	Mediterranean*	0	0 ₁₉	30-32	(10)15-30 (25)/ 15-25 (30)	4
W Atlantic tropical-temperate						
R <i>Gracilaria tikvahiae</i> Melachuk	Florida	0+		34/35+	10-34/20	9
	Nova Scotia	0+		34/35+	(10)-15-34	9
R <i>Grinnellia americana</i> (C. Ag.) Harv.	Connecticut, g	0+		30 (35)+	5(10)-30/15-30+++	10
R <i>Lomentaria baileyana</i> (Harv.) Fensholt	Connecticut, g, t	0+		30 (≥35)+	5-35/20-30+++	10
R <i>Agardhiella subulata</i> (C. Ag.) Kraft & Wynne	Connecticut, t	0+		30 (35)+	0-30/15-30+++	10
amphi-Atlantic tropical-temperate						
G <i>Cladophora vagabunda</i> (L.) van den Hoek	Brittany	≤0+		≥30+	10-30/20-30++	6,8
	Corsica	≤0+		≥35+	10-35/15-30++	8
	Curaçao	≤0+		≥35+	10-35/25-30++	8
G <i>Cladophora laetevirens</i> (Duby) Kützling	Brittany	≤0+		≥30+	10-30/25++	7
	Corsica	≤0+		≥30+	10-30/20-30++	7
G <i>Cladophora dalmatica</i> Kützling	Brittany	≤0+		≥30+	(10)15-30/ 25-30++	6,8
G <i>Cladophora albida</i> ^a (Hudson) Kützling	Brittany	≤-5+		≥35+	10-35/25-30++	6,8
	Connecticut	≤-5+		≥35+	(0)5-35/25-30++	6,8
G <i>Cladophora ruchingeri</i> (C. Agardh) Kützling	SW Iceland	≤0+		≥30+	5-30/(20-)25++	8
tropical-temperate Pacific						
R <i>Gracilaria bursa-pastoris</i> ^b (Cmel.) Silva	Hawaii	6-10+		32/33+	15-32/28-30	9
R <i>Gracilaria coronopifolia</i> J. Ag.	Hawaii	11-15+		28/29+	20-28	9

Table 4: Geographic distribution of the species investigated. Sources: Abbott (1989), Abbott & Hollenberg (1976), Adams & Nelson (1985), Akatsuka (1973), Aleem (1978), Anderson & Stegenga (1989), Baardseth (1941), Bergesen (1934, 1953), Cambridge *et al.* (1990), Chapman (1956), Chennubhotlam *et al.* (1990), (1970), Clayton *et al.* (1997), Hay *et al.* (1985), Jaasund (1977a, b), Lawson & John (1987), Lee & Lee (1981), Levring (1960), Lewis & Norris (1987), Nelson & Adams (1984, 1987), Nelson *et al.* (1991), Nelson *et al.* (1992), Ricker (1987), Santelices (1980, 1988), Scagel *et al.* (1989), Seagrief (1984), Simons (1976), South & Tittley (1986), Taylor (1939, 1945, 1947, 1979), Tseng (1983), Wormersley (1984), Wynne (1986), Xia & Bartsch (in prep.), Yoshida *et al.* (1985a, b). Question-marks indicate uncertain records.

Algal species	Geographic distribution
<i>Gracilaria tenuistipitata</i>	tropical NW Pacific Thailand, S China, Taiwan
<i>Laurencia</i> sp.	tropical NW Pacific Hainan Island
<i>Halymenia maculata</i>	tropical Indo-W Pacific Mauritius, Philippines, Vietnam, Hainan Island
<i>Gracilaria changii</i>	tropical Indo-W Pacific Burma, Thailand, Malaysia, Philippines, China: Hainan Province
<i>Ulva conglobata</i>	tropical to temperate NW Pacific China, Ishigaki Island, Taiwan, Korea, Japan
<i>Laurencia cartilaginea</i>	tropical to temperate W Pacific Solomon Islands, Singapore, Philippines, S China, Korea, Japan, Hawaiian Island
<i>Monostroma nitidum</i>	tropical to temperate W Pacific N New Zealand, Philippines, China, Taiwan, Japan
<i>Boergesenia forbesii</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific Mauritius, India, Sri Lanka, Vietnam, Philippines, China, Taiwan, Japan
<i>Padina tenax</i> = <i>P. commersonii</i> = <i>P. boryana</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific, tropical E Atlantic South Africa, S Mozambique, Tanzania, Indian Ocean, Mauritius, Red Sea, Saudi Arabia, N Arabian Sea, India, Sri Lanka, SW Australia, NE Australia, Polynesia, Malayan Archipelago, Vietnam, S China, Taiwan, Japan; Atlantic: Brazil?, Netherlands Antilles?, Guadelope?, Antigua?, Virgin Islands?, Puerto Rico?, Florida?, W. Africa: Sao Tome
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific, tropical W Atlantic Mozambique, Mauritius, Red Sea, Saudi Arabian, India, Sri Lanka, Vietnam, Philippines, China, Ishigaki Island, Taiwan, Japan, NW Hawaiian Islands; Atlantic: Isla Trinidad, Brazil, Isla las Aves, Panama, Lesser Antilles, Greater Antilles, West Indies, Bahamas, Jamaica, Cayman Islands, Mexico, Florida, Bermuda Islands
<i>Gelidiopsis intricata</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific, tropical W Atlantic Mauritius, Tanzania, Kenya, India, Kermadec Islands, Great Barrier Reef, Vietnam, China: Hainan province, Japan, NW Hawaiian Islands; Atlantic: Brazil, Costa Rica, Lesser Antilles, Cuba, Florida, Bermuda Islands
<i>Boodlea composita</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific, tropical Atlantic Mozambique, Tanzania, Indian Ocean, Mauritius, Red Sea, Saudi Arabia, N Arabian Sea, India, Sri Lanka, Australia, Kermadec Islands, Polynesia, Malayan Archipelago, China Sea, Vietnam, Hainan Island, Taiwan, Japan, NW Hawaiian Islands; Atlantic: Lesser Antilles, Puerto Rico, Bermuda Islands, Ghana, Cameroun
<i>Valonia aegagropila</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific, tropical W Atlantic, Mediterranean Sea South Africa, S Mozambique, Mauritius, Tanzania, Kenya, Red Sea, Saudi Arabia, N Arabian Sea, India, Sri Lanka, Polynesia, Malayan Archipelago, Philippines, Vietnam, S China, Ishigaki Island, S Taiwan, Japan, NW Hawaiian Islands; Atlantic: Brazil, Honduras, Lesser Antilles, Greater Antilles, West Indies, Jamaica, Florida, Bahamas, Mediterranean Sea
<i>Hypnea cenomyce</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific, tropical E Atlantic Australasia, Philippines, Hainan Island, Taiwan, Japan, Easter Island; Atlantic: Senegal, Sierra Leone
<i>Hypnea musciformis</i>	tropical to temperate Indo-W Pacific, tropical to temperate Atlantic Cape of Good Hope, Mauritius, Tanzania, Egypt, Red Sea, Saudi Arabia, N Arabian Sea, India, Sri Lanka, S.W. Australia, New Zealand, Polynesia, Malayan Archipelago, Philippines, Vietnam, China: Hainan province, Taiwan, Japan; Atlantic: Uruguay (Punta del Este) to Honduras, Lesser Antilles, Greater Antilles, West Indies, Jamaica, Cayman Islands, Bahamas, Mexico to W Florida, Bermuda Islands, from South Carolina to Massachusetts, France (incl. Channel Islands) to Portugal, Azores, Mediterranean Sea, Senegal to Gabon, Principe, Sao Tome, Namibia, South Africa

Table 4: continued

Algal species	Geographic distribution
<i>Cladophora vagabunda</i>	tropical to cold-temperate W Pacific, tropical to cold-temperate Atlantic W Australia, S Australia, Tasmania to Bowen Island, N New Zealand, Hainan Island, NW Hawaiian Islands; Atlantic: Brazil to Columbia, Lesser Antilles, Greater Antilles, West Indies, Mexico to Nova Scotia, Anticosti Island, S Scandinavia to S Spain and Portugal, Mediterranean Sea, Black Sea, Caspian Sea, Madeira, Canary Islands, Cape Verde Islands, S Spanish Sahara, Sierra Leone to Cameroun
<i>Dictyopteris repens</i>	tropical to warm-temperate Pacific Kermadec Islands, Caroline Islands, Guam, China: Hainan province, Taiwan, Japan, NW Hawaiian Islands, California, El Salvador, Easter Island
<i>Falkenbergia hillebrandii</i>	tropical to temperate Pacific, tropical W Atlantic
Tetrasporophyte of <i>Asparagopsis</i>	Vietnam, S China, NW Hawaiian Islands, Easter Island, Marshall Island, California, Mexico; Atlantic: Brazil, Lesser Antilles, Cayman Islands, Bahama Islands, Mexico, Florida, Bermuda Islands
<i>Hypnea spinella</i>	tropical Indo-Pacific, tropical Atlantic Sri Lanka, Great Barrier Reef, China: Hainan province, Taiwan, NW Hawaiian Islands, Mexico, El Salvador, Easter Island; Atlantic: Brazil to Costa Rica, Grenada, Virgin Islands, Greater Antilles, West Indies, Jamaica, Mexico, W Florida, Bermuda Islands, Gambia, Sierra Leone, Ghana, Sao Tome, Gabon
<i>Ulva fasciata</i>	tropical to temperate Indo-Pacific, tropical to temperate Atlantic South Africa, Bird Island, Mauritius, Tanzania, Indian Ocean, India, Sri Lanka, Australia, New Zealand, Chatham Island, S China, Taiwan, Japan, NW Hawaiian Islands, Peru (Punta Talara, Islas Lobos de Afuera, Callao, Isla San Lorenzo, Salaverry); Atlantic: Uruguay (Punta del Este), Brazil, Tobago, Venezuela, Colombia, Costa Rica, Honduras, Lesser Antilles, Greater Antilles, Jamaica, West Indies, Texas, Florida, N Carolina, Bermuda Islands, France (incl. Channel Islands), S Spain and Portugal, Mediterranean Sea, Liberia, Ghana, Sao Tome
<i>Gelidium pusillum</i>	tropical to cold-temperate Indo-Pacific, tropical to cold-temperate Atlantic Tanzania, Kenya, Red Sea, N Arabian Sea, India, Sri Lanka, SW Australia, N New Zealand, Chatham Islands, Three Kings Island, Kermadec Islands, Polynesia, Malayan Archipelago, Vietnam, China, Taiwan, Korea, Japan, NW Hawaiian Islands, British Columbia to Ecuador to 41°S, Easter Island, Juan Fernandez Island; Atlantic: Brazil, Trinidad, Colombia to Costa Rica, Lesser Antilles, Cuba, Texas, Florida, Bermuda Islands, Virginia to Delaware, New Jersey to Massachusetts, New Hampshire?, Maritime Province of Canada?, Shetlands, British Isles, Norway (boreal/subarctic), S North Sea to S Spain and Portugal, Azores, Mediterranean Sea, Sierra Leone to Togo, Cameroun
<i>Centroceras clavulatum</i>	tropical to cold-temperate Indo-Pacific, tropical to cold-temperate Atlantic South Africa, Mauritius, Red Sea, Saudi Arabia, N Arabian Sea, India, Sri Lanka, SW Australia, Campbell Island, Auckland Islands, Antipodes Islands, New Zealand, Three Kings Island, Kermadec Islands, NE Australia, Polynesia, Malayan Archipelago, Vietnam, China, Ishigaki Island, Penghu, Taiwan, Korea, Japan, NW Hawaiian Islands, California (Santa Cruz) to 52°S, Easter Island, Juan Fernandez Island; Atlantic: Brazil to Costa Rica, Lesser Antilles, Greater Antilles, West Indies, Bahama Islands, Jamaica, Cayman Islands, Honduras, Mexico to Florida, Bermuda Islands, Azores, Portugal, S Spain, Mediterranean Sea, Gambia to Cameroun, Sao Tome, Namibia, South Africa, Tristan Da Cunha
<i>Enteromorpha compressa</i>	cosmopolitan South Africa, Mauritius, Red Sea, India, Sri Lanka, South Australia, Tasmania, Subantarctic Islands, Auckland Islands, Snares, Stewart Island, Catham Island, New Zealand, Three Kings Island, Kermadec Islands, Philippines, China, Taiwan, Ishigaki Island, Korea, Japan, Aleutian Islands, Bering Sea, Alaska to Costa Rica, Peru (Palta), Chile, South Shetland Islands, Uruguay, Brazil, French Guiana, Grenada, Barbados, Guadeloupe, Puerto Rico, Florida, Bermuda Islands, Virginia to Arctic eastern Canada, Greenland, Spitsbergen, Russia, Norway, Baltic Sea, Iceland, Faroes, Shetlands, British Isles, S North Sea to S Spain, Azores
<i>Enteromorpha intestinales</i>	cosmopolitan Kerguelen Islands, South Africa, Red Sea, Sri Lanka, South Australia, Tasmania, Macquarie Island, Auckland Islands, New Zealand, Three Kings Island, Philippines, Vietnam, China, Taiwan, Korea, Japan, NW Hawaiian Islands, Aleutian Islands, Alaska to Mexico, SW America 12-55°S, Falkland Islands, Uruguay to Arctic eastern Canada, Greenland, Spitsbergen, Russia, Norway, Baltic Sea, Iceland, Faroes, Shetlands, British Isles, S North Sea to S Spain, Azores, Tristan Da Cunha

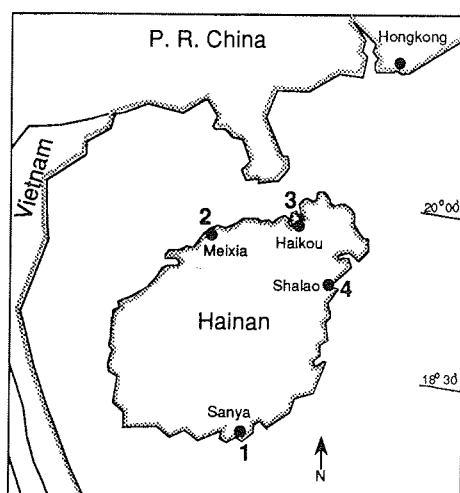
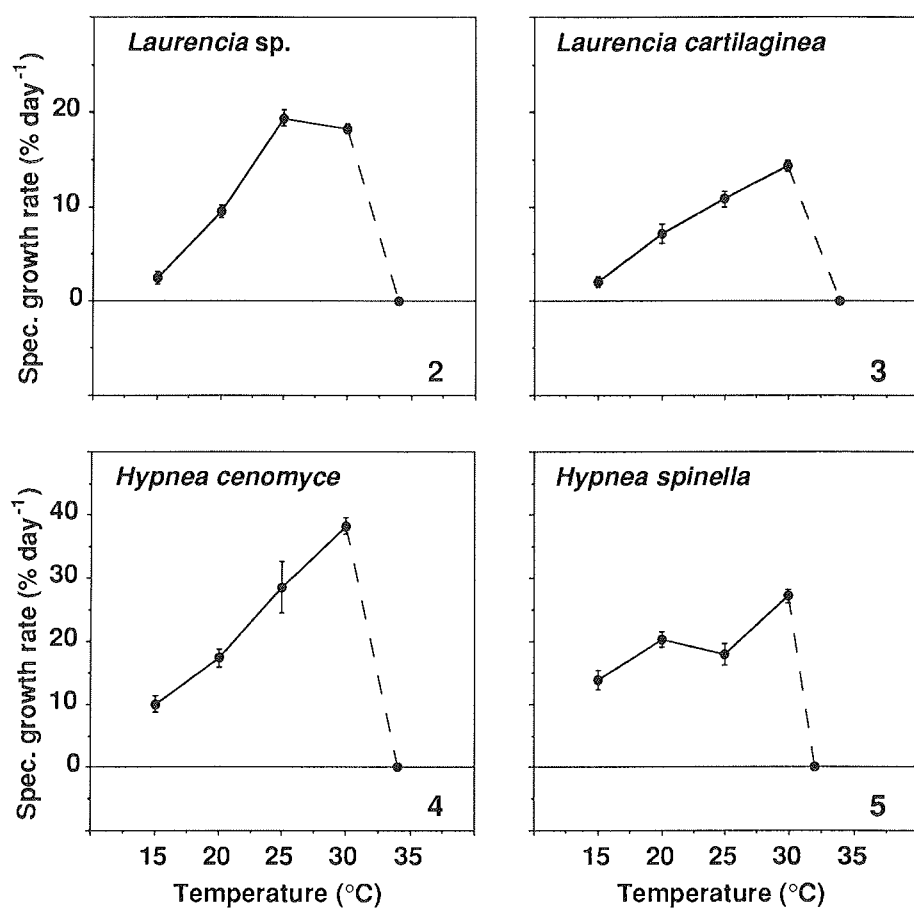


Fig. 1: The island of Hainan, People's Republic of China.
Numbers indicate the collection sites of the isolates
used in this study (see Table 1).



Figs 2-5: Specific growth rate of *Laurencia* sp., *L. cartilaginea*, *Hypnea cenomyce* and *H. spinella* (% day⁻¹; n=6; vertical bars = standard deviation).

Temperature ecotypes and biogeography of Acrosiphoniales (Chlorophyta) with Arctic–Antarctic disjunct and Arctic/cold-temperate distributions

B. BISCHOFF AND C. WIENCKE

Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Am Handelshafen 12, D-27570 Bremerhaven, Germany

(Received 15 February 1994; revised and accepted 20 July 1994)

The temperature requirements for growth and the upper survival temperatures (USTs) of the Antarctic–Arctic disjunct green alga *Acrosiphonia arcta* and of the Arctic/cold-temperate *A. sonderi* (Acrosiphoniales) from several localities within their distribution areas were determined. Ecotypic variation with regard to growth optima as well as survival temperatures was demonstrated in both species. While cold-temperate strains had relatively high or optimal growth rates at 15°C, polar isolates had very low rates at this temperature and showed growth optima between 0 and 10°C. The UST of the polar isolates of *A. arcta* is 22°C, i.e. slightly lower than those of the cold-temperate strains at 23–25°C. The cold-temperate isolate of *A. sonderi* survived 25°C, whereas Arctic strains had USTs of 22–24°C. The data indicate that changes in growth responses to temperature as well as small changes in UST can be achieved in relatively short time periods of exposure to low temperatures (3 million years) as exemplified in Arctic populations of *A. arcta* as well as *A. sonderi*. The UST of *A. arcta* (22–25°C) indicate the possibility of dispersal across the equator into the other hemisphere during the Pleistocene lowering of seawater temperatures in the tropics. Growth, however, would not have been possible during passage across the tropics due to the narrow temperature–growth window. Possible migration routes, seasonal development and the nature of geographical boundaries are discussed in relation to the data obtained for temperature requirements in the context of the present local temperature regimes.

Key words: *Acrosiphonia*, amphi-equatorial, biogeography, seasonality, temperature ecotypes, temperature growth pattern, upper survival temperature.

Table 1: Species investigated with code-numbers, locations, collectors and culture-numbers (code-numbers correspond to the numbers on the distribution maps, Figs 13-14).

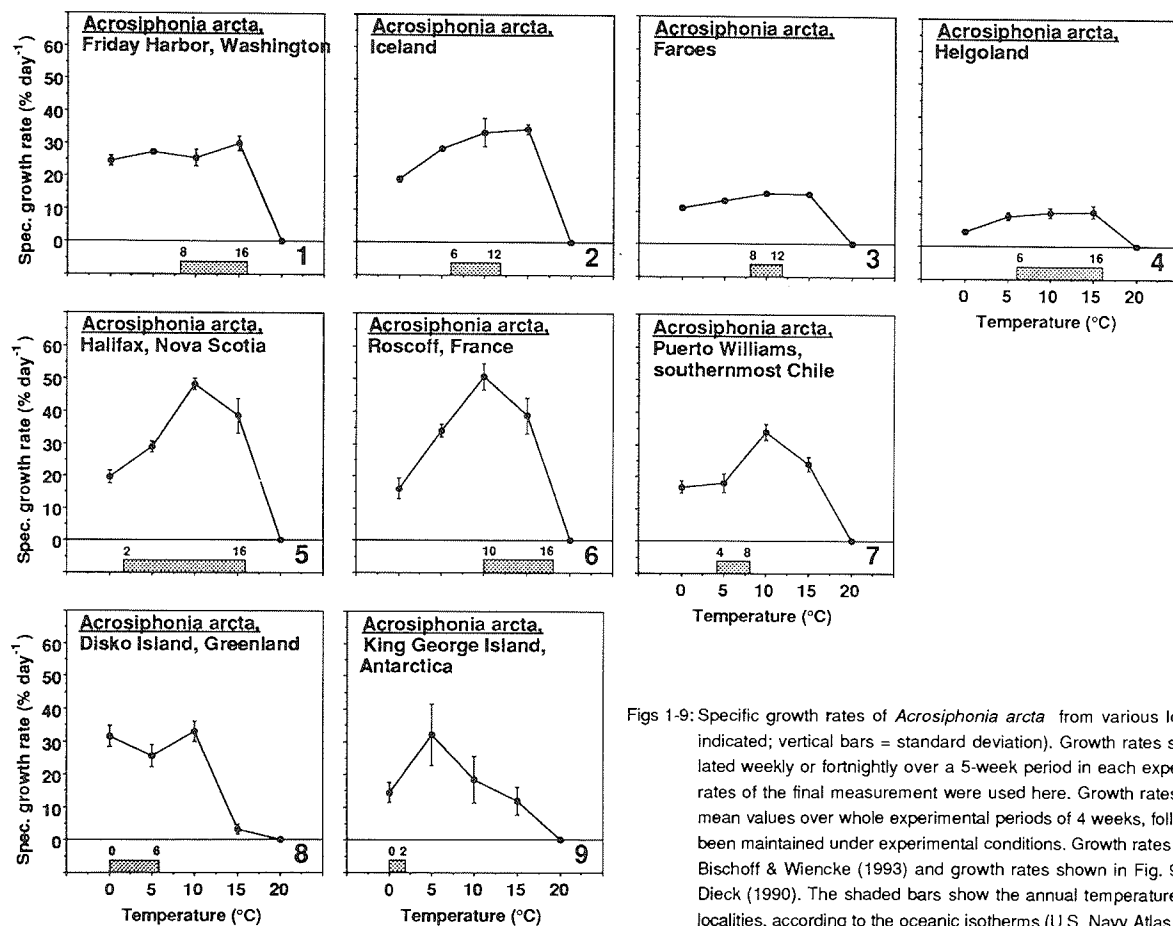
Algal species	Code No.	Location	Collector	Culture No.
<u>Acrosiphonia arcta</u> (Dillwyn) J. Agardh	1	Roscoff, France 48° 4' N, 3° 6' W	M. van Oppen	1147
	2	Helgoland 54° 1' N, 7° 5' E	B. Bischoff	1083
	3	Faroer 54° 6' N, 12° 0' E	K. Lüning	1082
	4	Grotta Island, Iceland 64° 0' N, 22° 0' E	K. Gunnarson	1150
	5	Halifax, Nova Scotia 44° 4' N, 63° 4' W	I. Novaczek	1145
	6	Friday Harbor, Washington 48° 3' N, 123° 0' W	J. Olsen	1149
	7	Puerto Williams, Chile 54° 6' S, 68° 2' E	C. Wiencke	1026
<u>Acrosiphonia sonderi</u> (Kützinger) Kornmann	1	Helgoland 54° 1' N, 7° 5' E	K. Lüning	1119
	2	Spitsbergen 86° 0' N, 15° 0' E	C. Wiencke	1130

Table 2: Upper survival temperatures of the isolates investigated determined by 2-week exposures to the given temperatures (* from Bischoff & Wiencke (1993); ** from Wiencke & tom Dieck (1990); x = alive; - = dead, no growth during 4 wk postculture under favourable stated conditions. Each sign refers to one replicate.).

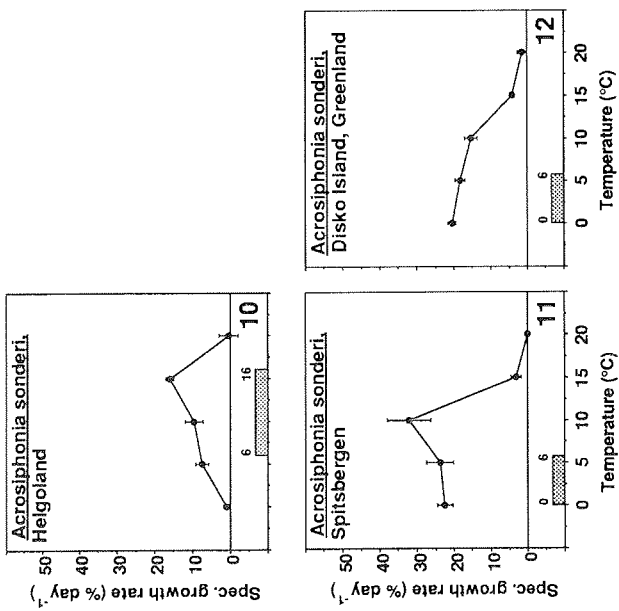
Algal species	Temperature (°C)											Upper survival temp. (°C)
<u>Acrosiphonia arcta</u>	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
Disko-Island*					xxx	xxx	---	---	---	---	---	22
Faroes	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	23
Helgoland					xxx	xxx	---	---				22
Friday Harbor					xxx	xxx	x--	---	---	---	---	22-23
Halifax					xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	23
Iceland					xxx	xxx	xxx	x--	---	---	---	23-24
Roscoff					xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	23
Puerto Williams	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	---	25
King George Island**	x	x	x	xx	xx	xx	--	-	-			22
<u>Acrosiphonia sonderi</u>												
Disko-Island*						xxx	xxx	---	---	---	---	23
Spitsbergen					xxx	xxx	xx-	x--	---	---	---	22-24
					xxx	xx-	x--	---	---	---	---	
Helgoland						xxx	xxx	xxx	xxx	---	---	25

Table 3: Mean monthly temperatures for various localities (oceanic isotherms interpolated after U.S. Navy Atlas, 1981) and the monthly yield (%) of *Acrosiphonia arcta* and *A. sonderi* from these localities, at the mean monthly temperatures at these localities. The absolute monthly yield has been calculated as increase in biomass of 1g algal fresh weight within 30 days. The monthly yield (%) gives the percentage of the highest potential yield at the temperature-growth optimum. The average monthly yield (%) of the polar isolates refers to the ice-free months.

Location	Jan	Feb	Mar	Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	average monthly yield (%)
<u><i>Acrosiphonia arcta</i></u>													
Central distribution area													
Friday Harbour	10	10	10	10	11	13	14	16	14	12	10	10	
(°C)													
(%) monthly yield	40	40	40	40	50	72	84	19	84	53	40	40	50
Iceland	6	6	6	7	6	9	11	11	10	8	8	7	
(°C)													
(%) monthly yield	31	31	31	42	31	65	88	88	78	56	56	42	53
Faroes	8	8	8	8	9	10	11	12	11	10	8	8	
(°C)													
(%) monthly yield	83	83	83	83	88	100	99	97	99	100	83	83	90
Puerto Williams	9	9	9	6	6	6	5	4	5	6	7	8	
(°C)													
(%) monthly yield	45	45	45	4	4	4	2.3	1.6	2.3	4	9	21	16
Equator-bound distribution area													
Halifax	4	4	4	4	6	10	14	16	16	12	10	6	
(°C)													
(%) monthly yield	1	1	1	1	3	100	20	1.5	1.5	49	100	3	24
Helgoland	6	8	8	8	10	12	16	16	16	12	10	8	
(°C)													
(%) monthly yield	71	82	82	82	93	95	52	52	52	95	93	82	78
Roscoff	10	10	10	10	12	14	16	16	16	14	13	12	
(°C)													
(%) monthly yield	100	100	100	100	40	12	1	1	1	12	22	40	44
Polar distribution area													
Disko Is.	-2	-2	-2	-2	0	4	6	6	4	2	2	0	
(°C)													
(%) monthly yield	Ice	Ice	Ice	Ice	100	31	37	37	31	57	Ice	Ice	49
King George Is.	1	2	1	0	-2.0	-2	-2.0	-2	-2	-2	-2.0	0	
(°C)													
(%) monthly yield	3	8	3	2	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	2	2	3
<u><i>Acrosiphonia sonderi</i></u>													
Central distribution area													
Helgoland	6	8	8	8	10	12	16	16	16	12	10	8	
(°C)													
(%) monthly yield	13	19	19	19	25	45	43	43	43	45	25	19	30
Polar distribution area													
Spitsbergen	0	-2	-2	-2	0	1	5	6	4	4	2	2	
(°C)													
(%) monthly yield	Ice	Ice	Ice	Ice	11	11.3	14	23	14	14	Ice	Ice	15
Disko Is.	-2	-2	-2	-2	0	4	6	6	4	2	2	0	
(°C)													
(%) monthly yield	Ice	Ice	Ice	Ice	100	62	45	45	62	84	Ice	Ice	66



Figs 1-9: Specific growth rates of *Acrosiphonia arcta* from various localities (% day⁻¹; n=6, when not indicated; vertical bars = standard deviation). Growth rates shown in Figs 1-2, 5-8 were calculated weekly or fortnightly over a 5-week period in each experimental temperature. The growth rates of the final measurement were used here. Growth rates in Figs 3-4, 9 were calculated as mean values over whole experimental periods of 4 weeks, following 1 week where the algae had been maintained under experimental conditions. Growth rates shown in Fig. 8 were redrawn from Bischoff & Wiencke (1993) and growth rates shown in Fig. 9 were taken from Wiencke & tom Dieck (1990). The shaded bars show the annual temperature range of surface seawater at the localities, according to the oceanic isotherms (U.S. Navy Atlas, 1981).



Figs 10-12: Specific growth rates of *Acrosiphonia sonderi* from various localities (% day⁻¹; n=6, when not indicated; vertical bars = standard deviation). Experiments were performed as described for Figs 1-2, 5-8. Data shown in Fig. 12 were redrawn from Bischoff & Wiencke (1993). The shaded bars show the annual temperature range of surface seawater at the localities, according to the oceanic isotherms (U.S. Navy Atlas, 1981).

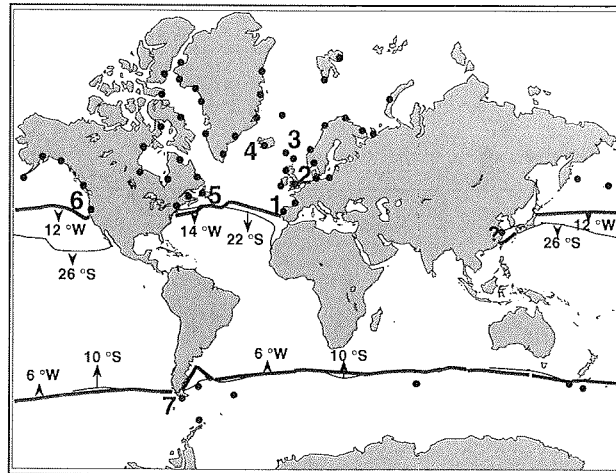


Fig. 13: Distribution of *Acrosiphonia arcta*. Distribution (closed circles) according to Gabrielson *et al.* (1989); Kjellman (1883); Levring (1960); Papenfuss (1964); Pedersen (1976); Scagel (1957); Scagel *et al.* (1989); South (1984); South & Tittley (1986); Taylor (1939); Tseng (1983). Thick line (W): limiting winter isotherm. Thin line (S): limiting summer isotherm (derived from: U.S. Navy Atlas, 1981). Large numerals indicate the collection sites of the isolates used in this study (see Table 1).

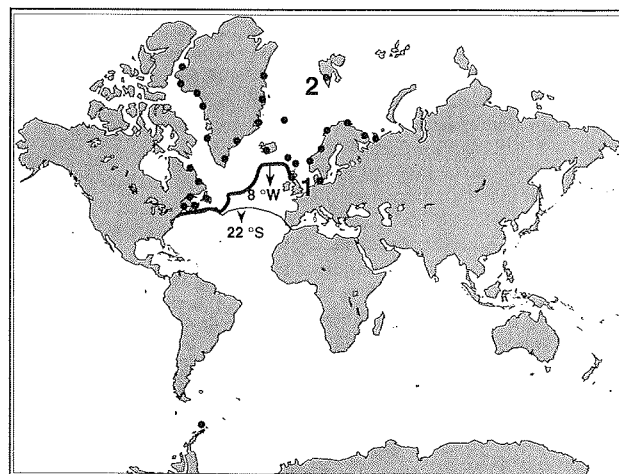


Fig. 14: Distribution of *Acrosiphonia sonderi*. Distribution (closed circles) according to Pedersen (1976); South (1984); South & Tittley (1986). Thick line (W): limiting winter isotherm. Thin line (S): limiting summer isotherm (derived from: U.S. Navy Atlas, 1981). Large numerals indicate the collection sites of the isolates used in this study (see Table 1).

B. Bischoff · C. Wiencke

Temperature adaptation in strains of the amphi-equatorial green alga *Urospora penicilliformis* (Acrosiphoniales): biogeographical implications

Received: 24 November 1994/Accepted: 12 January 1995

Abstract The temperature requirements for growth and the upper survival temperatures (UST's) of the amphi-equatorial green alga *Urospora penicilliformis* collected from several localities within its distribution area between 1986 and 1991 were determined. Ecotypic variation, both with regard to growth ranges and optima and to survival temperatures, was demonstrated. In the polar strains of *U. penicilliformis*, temperature growth ranges were narrower and the growth optima and UST's were at lower temperatures compared to cold-temperate strains. In particular, the polar strains grew between 0 and 15 °C with optimal growth at 0 or 5 °C, whereas the cold-temperate isolates grew between 0 and (15) 20 °C with almost equal growth rates or a growth optimum between 5 and 15 °C. The Arctic strains survived 23 to 24 °C, and the Antarctic isolate only 19 °C, while the UST's of the cold-temperate isolates were between (24) 25 to 26 °C. The data strongly indicate that a cold water history of ca. 3 million yr in the Arctic can be sufficient for changes in the temperature growth ranges and optima as well as for small changes of UST as shown in the Arctic populations of

U. penicilliformis. For stronger reduction of upper survival temperatures, longer time periods are necessary as exemplified in the isolate from Antarctica, where low temperatures have existed for at least 14 million yr. The significantly lower UST of the Antarctic strain, points to an early contact of the alga with the cold water of the Antarctic region and may indicate an origin of *U. penicilliformis* in the Southern Hemisphere. The UST's of the cold-temperate isolates (24 to 26 °C) would have allowed a migration across the equator during Pleistocene lowerings of the seawater temperatures in the tropics. Growth, however, would not have been possible during the passage across the equator due to the narrow temperature-growth window. The nature of the geographical boundaries and the control of seasonal development of *U. penicilliformis* by the temperature conditions in the various geographical regions are discussed in relation to the present local temperature regime.

Table 1: Investigated strains of *Urospora penicilliformis* (Roth) Areschoug, code-number, location, collector and culture number (code-numbers correspond to the numbers on the distribution map, Fig. 10, * investigated by Bischoff & Wiencke 1993, ** Wiencke & tom Dieck 1990).

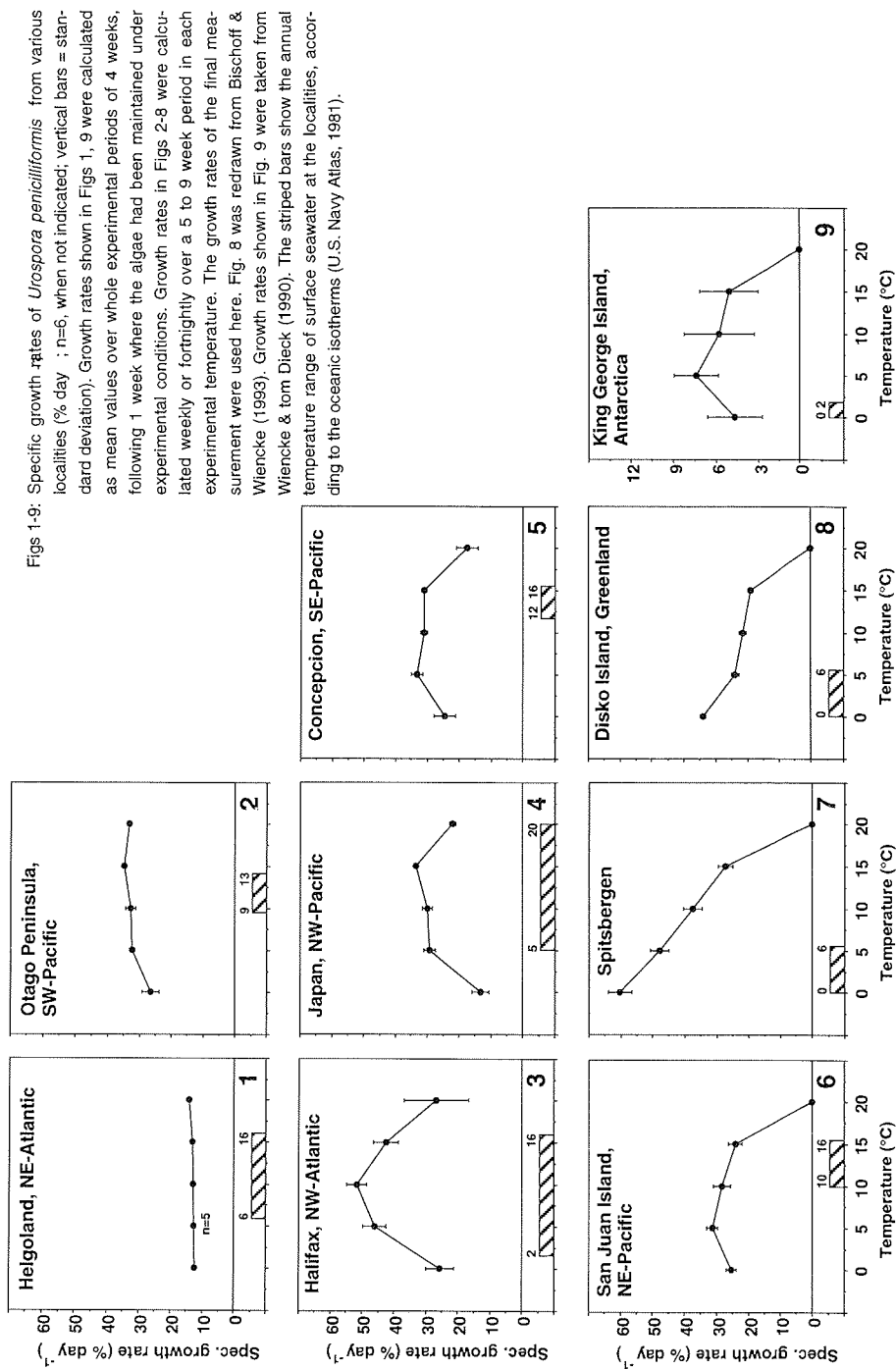
Code-No.	Location	Collector	Culture No.
1	Helgoland 54° 1' N, 7° 5' E	C. Wiencke	1080
2	Spitsbergen 86° 0' N, 15° 0' E	C. Wiencke	1135
3	Disko Island* 70° 0' N, 53° 0' W	C. Wiencke	1104
4	Halifax, Nova Scotia 44° 4' N, 63° 4' W	I. Novaczek	1145
5	San Juan Island, Washington 48° 6' N, 122° 8' W	A. Peters	1144
6	Hokkaido, Japan 42° 0' N, ca. 140-145° E	H. Kawai	1143
7	Otago Peninsula, New Zealand 45° 52' S, 170° 5' E	M. van Oppen	1142
8	Concepción, Chile 36° 5' S, 73° 0' W	A. Peters	1055
9	King George Island** 62° 1' S, 58° 4' W	C. Wiencke	1001

Table 2: Upper survival temperatures of the investigated isolates of *Urospora penicilliformis* (* data taken from Bischoff & Wiencke 1993; ** Wiencke & tom Dieck 1990) determined in two week exposures to the given temperatures (x = species alive; - = species dead, no growth during 4 wk postculture under favourable condition. Every isolate was tested in 3 experiments and the result of each experiment is given.).

Strain	Temperature (°C)											Upper survival temp. (°C)
	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
Helgoland					xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xx-	---	26
Spitsbergen					xxx	xxx	xx-	--x	---			23-24
Disko Island*		xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	23
Halifax					xxx	xxx	xxx	xxx	xx-	---		25
San Juan Island					xxx	xx-	xxx	xxx	---	---		24
Japan					xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	x--	---	25-26
Concepcion					xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xx-	---	26
Otago Peninsula					xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	26
King George Island**	xx	xx	xxx	---	---	-	-	-	-	-	-	19

Table 3: The monthly potential yield (%) of *Urospora penicilliformis* from different localities, at the mean monthly temperatures at these localities (oceanic isotherms interpolated after U.S. Navy Atlas, 1981). The absolute monthly yield has been calculated as increase in biomass within 30 days. The monthly yield (%) gives the percentage of the highest potential yield at the temperature-growth-optimum. The average monthly yield (%) of the polar isolates refers to the ice-free months.

Location	Jan	Feb	Mar	Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	average monthly yield (%)
Central distribution area													
Helgoland (°C)	6	8	8	8	10	12	16	16	16	12	10	8	
monthly yield (%)	67	69	69	69	72,5	73	81	81	81	73	72,5	69	73
Otago Peninsula (°C)	13	13	13	12	11	10	9	9	9	10	11	12	
monthly yield (%)	83	83	83	76	69	63	60	60	60	63	69	76	70
Concepcion (°C)	16	16	15	14	13	13	12	12	12	13	13	14	
monthly yield (%)	29	29	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	57
Equator bound distribution area													
Halifax (°C)	4	2	2	4	6	10	14	16	16	12	10	6	
monthly yield (%)	14	2	2	14	45	100	25	7	7	45	100	45	34
San Juan Is. (°C)	10	10	10	10	11	13	14	16	14	12	10	10	
monthly yield (%)	50	50	50	50	41	28	22	5	22	37	50	50	38
Japan (°C)	6	5	5	6	8	12	15	20	19	16	12	9	
monthly yield (%)	40	38	38	40	43	63	100	7	11	57	63	43	47
Polar distribution area													
Spitsbergen (°C)	0	-2	-2	-2	0	1	5	6	4	4	2	2	
monthly yield (%)	Ice	Ice	Ice	Ice	100	67	9	6	16	16	Ice	Ice	36
Disko Is. (°C)	-2	-2	-2	-2	0	4	6	6	4	2	2	0-2	
monthly yield (%)	Ice	Ice	Ice	Ice	100	16	9	9	16	38	Ice	Ice	31
King George Is. (°C)	1	2	1	0	0	-2	-2-0	-2	-2	-2	-2-0	0	
monthly yield (%)	47	56	47	43	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	43	43	47



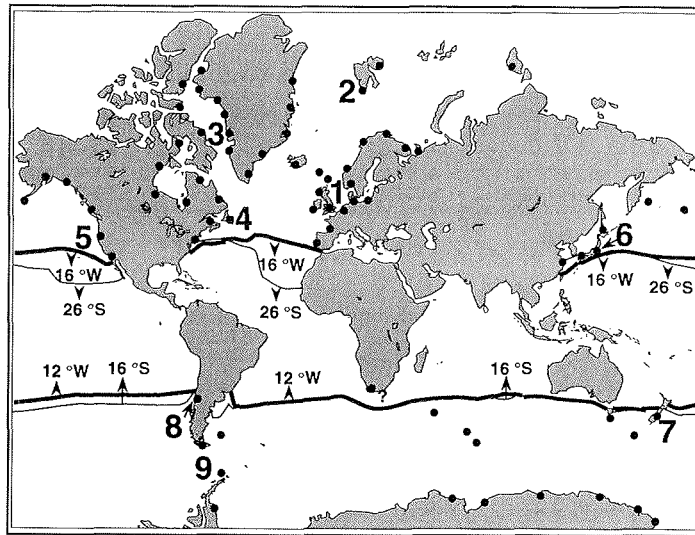


Fig. 10: Distribution of *Urospora penicilliformis*. Distribution (closed circles) according to Chapman (1956), Gabrielson *et al.* (1989), Kjellman (1883); Lamb & Zimmerman (1977), Papenfuss (1964), Pedersen (1976), Ricker (1987), Scagel (1957), Scagel *et al.* (1989), Seagrief (1984), South (1984), South & Tittley (1986), Tseng (1983), Wagner & Zanevelt (1988), Wormersley (1984). Thick line (W): limiting winter isotherm. Thin line (S): limiting summer isotherm (derived from: U.S. Navy Atlas, 1981). Large numerals are the code numbers of the collection sites of the isolates used in this study (see Table 1).

J. Phycol. **32**, 525–535 (1996)

TEMPERATURE REQUIREMENTS FOR GROWTH AND SURVIVAL OF ANTARCTIC RHODOPHYTA¹

Bettina Bischoff-Bäsmann² and Christian Wiencke

Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Am Handelshafen 12, D 27570 Bremerhaven, Germany

ABSTRACT

The temperature requirement for growth and the upper survival temperatures (USTs) of 15 Antarctic red algal species collected on King George Island (South Shetland Islands) and Signy Island (South Orkney Islands) were determined. Two groups with different temperature requirements were identified. 1) A "eurythermal" group includes *Rhodomenia subantarctica*, *Phyllophora ahnfeltioides*, *Gymnogongrus antarcticus*, and *Rhodochorton purpureum*, growing between 0° and 10° C with optimum values at (0°) 5 (10°) C. The USTs of these species and of *Porphyrha endiviifolium*, *Delesseria lancifolia*, and *Bangia atropurpurea* were between 22° and 16° C. These species survived temperatures in a similar range as most endemic Arctic or Arctic/cold-temperate species but exhibited a lower temperature demand for growth, suggesting an earlier contact with low temperatures than Arctic species. 2) A stenothermal group includes *Pantoneura plocamioides*, *Myriogramme mangini*, *Ballia callitricha*, *Phyllophora antarctica*, *Gigartina skottsbergii*, *Georgiella confluens*, and *Plocamium cartilagineum* growing at 0° or ≤ 5° C with optimum values at 0° or 5° C. The USTs of these species and of *Phycodrys austrogeorgica* were between 14° and 7° C.

The species of this group must have had an even earlier contact with the Antarctic cold-water environment than species of the "eurythermal" group. *Gigartina skottsbergii*, *Georgiella confluens*, *Plocamium cartilagineum*, and *Pantoneura plocamioides* were probably exposed longer to low temperatures than the other species of this group or Antarctic green and brown algae because they show the lowest temperature requirements so far determined in seaweeds. The results are discussed in the context of present local temperature regimes at the localities where the isolates were collected. Moreover, an attempt was made to explain the geographic distribution of individual species by the temperature requirements determined in this study. Only a few of the distribution limits are determined by temperature growth and/or survival characteristics. In many species (*Rhodomenia subantarctica*, *Ballia callitricha*, *Gigartina skottsbergii*, *Bangia atropurpurea*, *Rhodochorton purpureum*, and *Plocamium cartilagineum*), the development of temperature ecotypes is evident.

Key index words: Antarctica; growth; phytogeography; Rhodophyta; survival; temperature ecotypes; temperature requirement

Table 1: Investigated red algal species, location, year of collection, collector and culture number.

Algal species / life history stage	Location	Year of collection	Collector/ Isolator	Culture no.
Ceramiales				
<u>Ballia callitricha</u> (Agardh) Kützing	King George Island	1992	Klöser/ Wiencke	2102
<u>Delesseria lancifolia</u> (Hooker) Agardh, gametophyte	King George Island	1993	Klöser/ Wiencke	2124
<u>Georgiella confluens</u> (Reinsch) Kylin	King George Island	1992	Klöser/ Wiencke	2101
<u>Gymnogongrus antarcticus</u> Skottsberg, gametophyte	King George Island	1992	Klöser/ Wiencke	2104
<u>Myriogramme mangini</u> (Gain) Skottsberg	Signy Island	1993	Brouwer/ Wiencke	2097
<u>Pantoneura plocamioides</u> Kylin	King George Island	1992	Klöser/ Wiencke	2100
<u>Phycodrys austrogeorgica</u> Skottsberg	King George Island	1994	Klöser/ Wiencke	89/36
Rhodymeniales				
<u>Rhodymenia subantarctica</u> R. W. Ricker, female gametophyte	King George Island	1994	Clayton/ Wiencke	2117
Gigartinales				
<u>Gigartina skottsbergii</u> (Bory) Setchell et Gardner, gametophyte	King George Island	1986	Wiencke	2007
<u>Phyllophora ahnfeltioides</u> Skottsberg	King George Island	1992	Klöser/ Wiencke	2099
<u>Phyllophora antarctica</u> Skottsberg	King George Island	1992	Klöser/ Wiencke	2105
<u>Plocamium cartilagineum</u> (L.) Dixon	King George Island	1993	Klöser/ Wiencke	110
Nemaliales				
<u>Rhodochorton purpureum</u> (Lightf.) Rosenv.	King George Island	1992	Klöser/ Wiencke	2098
Bangiales				
<u>Bangia atropurpurea</u> (Roth) C. Ag., gametophyte	King George Island	1994	Clayton/ Wiencke	2116
<u>Porphyra endiviifolium</u> (A. et E.S. Gepp) Chamb., gametophyte	King George Island	1994	Clayton/ Wiencke	2098

Table 2: Upper survival temperatures of the red algal species investigated, determined in two week exposures to the given temperatures (x = species alive; - = species dead, no growth during 4 wk postculture under favorable conditions. Every isolate was tested in 3 experiments, and the result of each experiment is given.)

Algal species	Temperature (°C)																		Upper survival temp. (°C)
	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
<i>Bangia atropurpurea</i>							xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	22
<i>Phyllophora ahrfeltioides</i>												xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	22
<i>Porphyra endiviifolium</i>										xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	21
<i>Gymnogongrus antarcticus</i>										xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	19
<i>Rhodomenia subantarctica</i>										xxx	xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	---	18
<i>Rhodochorton purpureum</i>											xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	---	18
<i>Delesseria lancelolla</i>										xxx	xx-	---	---	---	---	---	---	---	16
<i>Ballia callitricha</i>			xxx	xxx	xxx	xxx	xx-	xx-	xx-	---	---	---	---	---	---	---	---	---	14
<i>Phycodrys austrogeorgica</i>			xxx	xxx	xxx	xxx	xx-	xx-	xx-	---	---	---	---	---	---	---	---	---	14
<i>Gelatina skottsbergii</i>	xxx	xxx	xx-	xx-	xxx	xxx	xx-	xxx	xx-	---	---	---	---	---	---	---	---	13-14	
<i>Phyllophora antarctica</i>	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xx-	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	12	
<i>Georgiella confuens</i>			xxx	xxx	xxx	xx-	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	11	
<i>Myriogramme mangini</i>	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xx-	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	11	
<i>Pantoneura plocamioides</i>	xxx	xxx	xxx	xxx	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	9	
<i>Plocamium cartilagineum</i>	xxx	xxx	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	7	

Table 3: Potential monthly yield (%) of red algal species from Antarctica at the mean monthly temperatures (oceanic isotherms interpolated after U.S. Navy Atlas, 1981). The average monthly yield (%) refers to the ice-free months. Changes in the light regime, e.g. variation of day-lengths, were not considered.

Algal species	Mean monthly temperature (°C)												Average monthly yield (%)
	Jan	Feb	Mar	Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	
	1	2	1	0	0	-2	-2-0	-2	-2	-2	-2-0	0	
Monthly yield (%)													
<u>Rhodymenia subantarctica</u>	29	40	29	22	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	22	22	27
<u>Phyllophora ahnfeltioides</u>	94	96	94	93	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	93	93	94
<u>Gymnogongrus antarcticus</u>	83	88	83	80	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	80	80	82
<u>Rhodochorton purpureum</u>	96	96	96	94	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	94	94	95
<u>Myriogramme mangini</u>	60	68	60	52	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	52	52	57
<u>Pantoneura plocamioides</u>	91	93	91	89	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	89	89	90
<u>Ballia callitricha</u>	95	91	95	100	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	100	100	97
<u>Phyllophora antarctica</u>	85	71	85	100	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	100	100	90
<u>Georgiella confluens</u>	91	84	91	100	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	100	100	94
<u>Gigartina skottsbergii</u>	86	74	86	100	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	100	100	91
<u>Plocamium cartilagineum</u>	92	84	92	100	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	Ice	100	100	95

Table 4: Geographic distribution of the species investigated. Sources: Adams & Nelson (1985), Baardseth (1941), Balech (1968), Børgesen (1934), Brouwer *et al.* (1995), Chapman (1969, 1979), Chiang (1973), Cormaci *et al.* (1992), Délepine (1966), Délepine *et al.* (1966), Dellow (1955), Edwards (1970), Etcheverry (1983), Hay *et al.* (1985), Klöser (pers. com.), Kylin & Skottsberg (1919), Lamb & Zimmermann (1977), Lawson & John (1987), Lee & Lee (1981), Løvring (1945, 1960), Moe & DeLaca (1976), Nelson & Adams (1987), Nelson *et al.* (1991, 1992), Ogawa & Lewmanomont (1984), Papenfuss (1964), Pedersen (1976), Pedrini (1992), Pujals (1963), Ramirez (1986), Ricker (1987), Santelices (1980, 1988), Santelices & Abbott (1978), Scagel (1957), Scagel *et al.* (1989), Seagrief (1984), Skottsberg (1923, 1941, 1953), South (1984), South & Tittley (1986), Taylor (1939, 1945, 1979), Tseng (1983), Waaland (1977), Westermeier *et al.* (1992), Wynne (1982, 1986), Zaneveld (1968). Question-marks indicate uncertain records.

Algal species	Geographical distribution
<u><i>Gymnogongrus antarcticus</i></u>	Antarctic Peninsula, Wilkes Land, Victoria Land, South Shetland Islands, South Sandwich Islands
<u><i>Phyllophora antarctica</i></u>	Antarctic Peninsula, Victoria Land, Adelie Coast, Mac. Robertson Coast, South Shetland Islands
<u><i>Myriogramme mangini</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, South Orkney Islands, South Georgia?
<u><i>Phycodrys austrogeorgica</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, South Georgia
<u><i>Phyllophora ahnfeltioides</i></u>	Antarctic Peninsula, West Antarctica, South Shetland Islands, South Georgia
<u><i>Georgiella confluens</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, South Orkney Islands, South Georgia, Kerguelen Islands
<u><i>Delesseria lancifolia</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, South Orkney Islands, Falkland Islands, Tierra del Fuego, Kerguelen Islands, Macquarie Islands
<u><i>Porphyra endiviifolium</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, South Orkney Islands, South Georgia?, Falkland Islands?
<u><i>Pantoneura plocamoides</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, South Orkney Islands, South Georgia, Tierra del Fuego
<u><i>Gigartina skottsbergii</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, South Orkney Islands, Falkland Islands, Tierra del Fuego, Kerguelen Islands, Auckland Islands, Campbell Island, South America (west coast, 33 °S)
<u><i>Rhodymenia subantarctica</i></u>	South Shetland Islands, Falkland Islands, Tierra del Fuego, Juan Fernandez Islands, Kerguelen Islands, Macquarie Islands, Auckland Islands?
<u><i>Ballia callitricha</i></u>	Antarctic Peninsula, Prince Olav Coast, Mac. Robertson Coast, Wilkes Land, Victoria Land, South Shetland Islands, South Orkney Islands, South Georgia, Falkland Islands, Tierra del Fuego, South America (west coast, 33 °S), Prince Edward Islands, Crozet Islands, Kerguelen Islands, Heard Island, Macquarie Islands, Campbell Island, Antipodes Islands, Auckland Islands, Snares Islands, New Zealand, Three Kings Islands, Chatham Islands, South Australia
<u><i>Bangia atropurpurea</i></u>	Antarctic Peninsula, South Shetland Islands, Atlantic: South Africa, Mediterranean, from Azores/South Spain and Portugal to South Greenland, from Labrador to Uruguay, Argentina (50°S) Pacific: Chile (5-35 °S), Costa Rica to Japan/Korea, China, Taiwan, Thailand (Songkhla), New Zealand (Hauraki Gulf), Chatham Islands
<u><i>Plocamium cartilagineum</i></u>	Antarctic Peninsula, Mac. Robertson Coast, Adelie Coast, Wilkes Land, Victoria Land, South Shetland Islands, South Orkney Islands, South Georgia, Falkland Islands, Tierra del Fuego, Kerguelen Islands Atlantic: Tristan da Cunha, Senegal, Mediterranean, Azores to western Baltic Sea, Norway, British Isles, Ireland, Shetland Islands, Faroe Islands, Iceland, Jamaica, Brazil? Pacific: Juan Fernandez Island, South America (west coast 18 °S), Mexico, Baja California to northern southeast Alaska, Bering Sea, Pakistan: Karachi, New Zealand, Auckland Islands, South Australia, Chatham Islands, Antipodes Islands, Campbell Island, Snares
<u><i>Rhodochorton purpureum</i></u>	Antarctic Peninsula, Wilkes Land, South Shetland Islands, Kerguelen Islands, Macquarie Islands, Bounty Islands, New Zealand, Australia, Argentina, Chile North Atlantic: From Portugal to Spitsbergen, Canadian Arctic to Long Island (New York) North Pacific: Mexico, Baja California to Aleutian Islands, Japan

Table 5: Upper survival temperatures (UST) of *Bangia atropurpurea*, *Plocamium cartilagineum* and *Rhodochorton purpureum* from different localities.

Algal species	UST (°C)	Exposure time/ evaluation	References
<u><i>Bangia atropurpurea</i></u>			
Disko Island, Greenland	24	2wk / postcultivation	Bischoff and Wiencke (1993)
Helgoland (NE Atlantic)	25	1wk / photosynthetic	Lüning (1984)
Mediterranean	29	2wk / postcultivation	Orfanidis (pers. com.)
Lake Ontario, Canada	30-35	2wk / photosynthetic	Graham and Graham (1987)
King George Island, Antarctica	22	2wk / postcultivation	This study
<u><i>Plocamium cartilagineum</i></u>			
Helgoland (NE Atlantic)	23	1wk / photosynthetic	Lüning (1984)
Vancouver Island, British Columbia	23	1wk / photosynthetic	Lüning and Freshwater (1988)
King George Island, Antarctica	7	2wk / postcultivation	This study
<u><i>Rhodochorton purpureum</i></u>			
Helgoland (NE Atlantic)	23	2wk / postcultivation	Bischoff-Bäsmann (unpl. data)
King George Island, Antarctica	18	2wk / postcultivation	This study

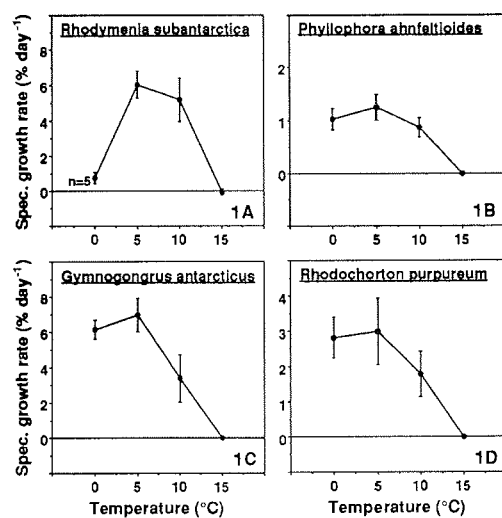


Fig. 1A-D: Temperature requirements for growth of Antarctic Rhodophyta, "eurythermal" group (% day⁻¹; n=6, when not indicated; vertical bars = standard deviation). The scales differ among figures.

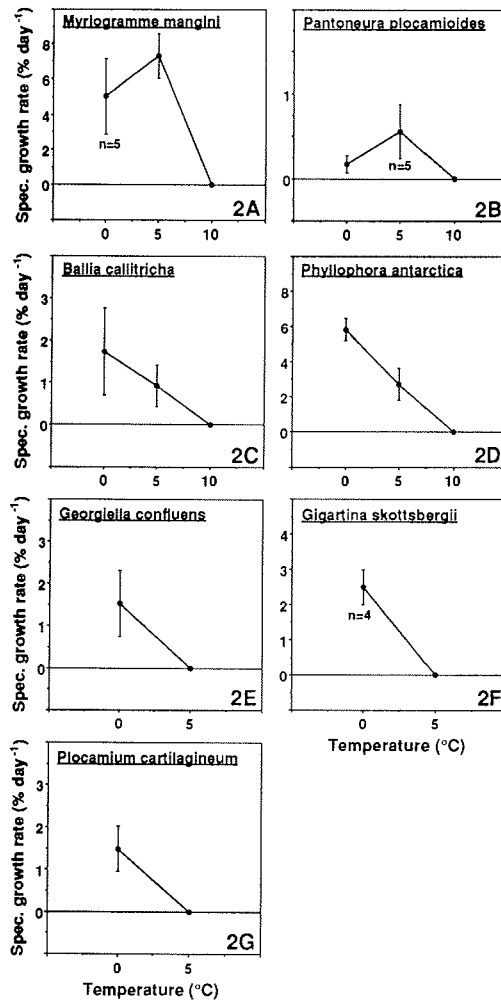


Fig. 2A-G: Temperature requirements for growth of Antarctic Rhodophyta, stenothermal group (% day⁻¹; n=6, when not indicated; vertical bars = standard deviation). The scales differ among figures.

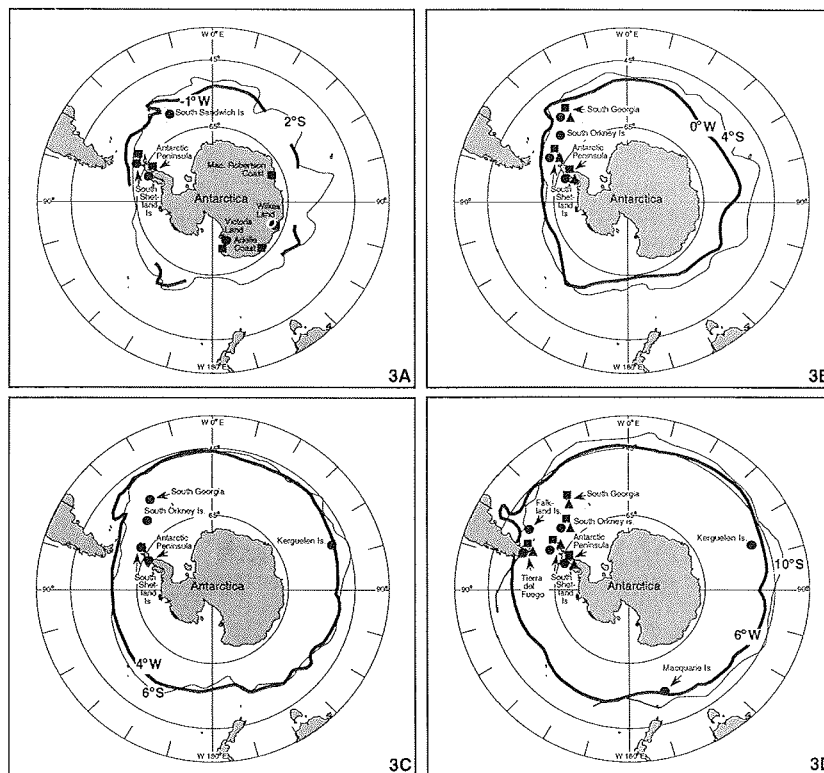


Fig. 3A-D: Distribution of Antarctic Rhodophyta.

A) (●) *Gymnogongrus antarcticus* and (■) *Phyllophora antarctica*.

B) (●) *Myriogramme mangini*, (■) *Phyllophora ahnfeltioides* and (▲) *Phycodrys austrogeorgica*.

C) (●) *Georgiella confluens*.

D) (●) *Delesseria lancifolia*, (■) *Porphyra endiviifolium* and (▲) *Pantoneura plocamioides*.

Thick lines (W): limiting winter isotherms. Thin lines (S): limiting summer isotherms (derived from Gordon *et al.* 1982). The occurrence of each species is compiled in Table 4.

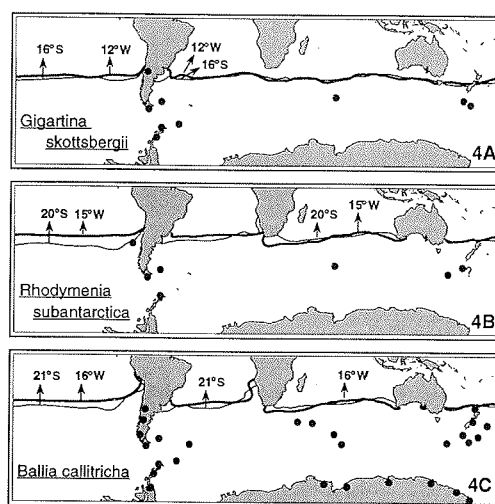


Fig. 4A-C: Distribution of Antarctic Rhodophyta.

A) (●) *Gigartina skottsbergii*.

B) (●) *Ballia callitricha*.

C) (●) *Rhodymenia subantarctica*.

Thick lines (W): limiting winter isotherms. Thin lines (S): limiting summer isotherms (derived from U.S. Navy Atlas 1981). See also Table 4.

Temperature Requirements and Biogeography of Antarctic, Arctic and Amphiequatorial Seaweeds¹

C. Wiencke, I. Bartsch*, B. Bischoff, A. F. Peters** and A. M. Breeman***

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Sektion Biologie I, Columbusstraße, D-27515 Bremerhaven, F.R. of Germany

** Biologische Anstalt Helgoland, Notkestraße 31, D-22607 Hamburg, F.R. of Germany*

*** Institut für Meereskunde, Abteilung Meeresbotanik, Düsternbrooker Weg 20, D-24105 Kiel, F.R. of Germany*

**** University of Groningen, Dept. of Marine Biology, Kerklaan 30, P.O. Box 14, NL-9750 AA Haren, The Netherlands*

(Accepted 29 January 1994)

Abstract

The temperature requirements for growth and survival of cold water seaweeds from both Hemispheres are compared and discussed in relation to the climatic history of the various regions and in relation to the origin of amphiequatorial distribution patterns. Endemic Antarctic species are most strongly adapted to low temperatures. In contrast, endemic Arctic macroalgae show higher temperature demands and correspond in their temperature responses to many Antarctic cold-temperate species. Arctic cold-temperate species show similar temperature requirements to cold-temperate species from southernmost South America. The temperature requirements of cold-temperate N. Atlantic species are somewhat higher than those of cold-temperate N. E. Pacific species. These differences are the result of the different times of exposure of these groups to low temperatures. The first steps in the adaptation of macroalgae to low temperatures are an increase in cold tolerance and an increase of growth and reproduction rates at low temperatures. Later, the ability to grow and reproduce at ≥ 15 to 20°C and to survive temperatures $\geq 20^{\circ}\text{C}$ is lost. This temperature response type is exemplified in endemic Arctic and Arctic cold-temperate seaweeds exposed to low temperatures since about 3 My. The last steps in the adaptation to low temperatures include the loss of ability to grow and reproduce at ≥ 5 or 10°C and a strong reduction in the upper survival temperatures (UST) down to 10 – 13°C . This temperature response type is typical for endemic Antarctic species exposed to cold waters for at least 14 My. Amphiequatorial filamentous green and brown algal taxa and microthalli of amphiequatorial brown algae mostly show UST's of 23 to 28.5°C , significantly higher compared to single Hemisphere taxa from the same regions. These findings strongly favour a migrationist jump across the equator to the other Hemisphere during Pleistocene lowering of the water temperatures in the tropics. Reproduction and growth during the passage across the equator would not have been possible in all species except *Ectocarpus siliculosus* due to the narrow temperature-reproduction and temperature-growth windows.

Endemic Antarctic species

(Table I contin.)

Antarctic cold-temperate species					
<i>Iridaea cordata</i> ^{*, g}	0-5 ⁺	15-16 ^a			4
<i>Gigartina skottsbergii</i> ^{*, s}		15 ^a			4
<i>Durvillaea antarctica</i> ^{****}	≤13.5, 11.5-12 ⁺	13.5 ^b			8
<i>Geminocarpus geminatus</i> ^{*, **}	0-10 ⁺	14-15 ^a			4
<i>Ullothrix subflaccida</i> [*]	0-10, 5-10 ⁺	23-25 ^a			4
<i>Adenocystis utricularis</i> ^{*, **}	0-15 ⁺	18, 19 ^a			4
<i>Scytothamnus fasciculatus</i> ^{**}	0-15 ⁺	22-24 ^a			4
<i>Enteromorpha bulbosa</i> [*]	0-20 ⁺	25 ^a			4
microthalli					
<i>Desmarestia menziesii</i> ^{*, f}	0-10, 5 ⁺	16-17 ^a			4
<i>Adenocystis utricularis</i> ^{**, m}		20.8 ^a	13		5
<i>A. utricularis</i> ^{**, f}		21.5 ^a	13		5
<i>Stereocladon rugulosus</i> ^{***}		21.5 ^a			5
<i>Scytothamnus fasciculatus</i> ^{**}		24.5 ^a	15		5
Exclusively (cold-)temperate species					
<i>Iridaea laminarioides</i> ^{**, g}	0-15 ⁺	17 ^a			4
<i>I. undulosa</i> ^{**, g}	5-15 ⁺	17-22 ^a			4
<i>Desmarestia muelleri</i> ^{**, s}	5-20 ⁺	21 ^a			4
<i>Chordaria magellanica</i> ^{**}	0-20 ⁺	23-24 ^a			4
microthalli					
<i>Lessonia vadosa</i> ^{**, m}		19.9 ^a	<-2	12	5
<i>L. vadosa</i> ^{**, f}		21.4 ^a	<-2	12	5
<i>Chordaria linearis</i> ^{**, g}		19.9-20.5 ^a		10	5
<i>Desmarestia muelleri</i> ^{**, g}	0-20, 15 ⁺	22-25.7 ^a	<-2	15	4, 5
<i>D. distans</i> ^{**, g}		23.3-24.5 ^a	<-2	15	5
<i>Gononema pectinatum</i> ^{***}		24.4 ^a		15	5
<i>Lessonia nigrescens</i> ^{**, m}		24.6 ^a	<-2	15	5, 9
<i>L. nigrescens</i> ^{**, f}		23-24.4 ^a	<-2	15	5, 9
<i>Ecklonia radiata</i> ^{****} , m, f		24-28 ^{a, b}	1->1	24	6, 9
<i>E. maxima</i> ^{***} , g		24.4-<28 ^b			10, 11
<i>Tinocladia falklandica</i> ^{**}		27.8-28.1 ^a		15	5

Table II: Temperature requirements of cold-water macroalgae from the Northern Hemisphere. The authorities of the mentioned species are given in Table 6. Abbreviations: *: N-Atlantic strain, **: N-Pacific strain, s: sporophyte, g: gametophyte, m: male gametophyte, f: female gametophyte, UST: upper survival temperature, LST: lower survival temperature, ULG: upper temperature limit for gametogenesis, + growth rates determined over whole experimental periods of up to 4 weeks, i. e. in plants not fully acclimated to the respective temperatures. ++ growth rates determined after 5 to 6 weeks, i. e. after complete acclimation of growth to the respective temperatures. ^a UST generally determined in two-week-exposures to the respective temperatures and postculture under growth permitting conditions. In some cases exposure times of up to 3 months were used. ^b UST determined by measurements of photosynthetic capacities before and after one-week-exposures to the respective temperatures, ^c UST determined in experiments of ≤ 6 months and subsequent microscopical observation. 1: tom Dieck (1992), 2: Bolton & Lüning (1982), 3: tom Dieck (1993), 4: Novaczek *et al.* (1990), 5: Bischoff & Wiencke (1993), 6: Lüning (1984), 7: Lüning & Freshwater (1988), 8: Peters & Breeman (1992), 9: Novaczek *et al.* (1986), 10: Norton (1977), 11: Novaczek & Breeman (1990), 12: Breeman & Pakker (1994) 13: Fortes & Lüning (1980), 14: Bischoff (unpubl.).

Species, life history stage	Growth range, optimum	UST	LST	ULG	References
Endemic Arctic species					
<i>Laminaria solidungula</i> , s	0-15, 5-10 ⁺	16 ^a			1
<i>Devaleraea ramentacea</i> , m, s	0-10 ⁺ , ++	18-20 ^a	<-5	8	4, 5, 12
microthalli					
<i>Laminaria solidungula</i> , m, f		18-20 ^a	<-1.5		2, 3
Arctic cold-temperate, amphioceanic species					
<i>Pilayella littoralis</i> *	0-20, 5-15 ⁺⁺	21 ^a			5
<i>Laminaria saccharina</i> *, s	0-20, 10-15 ⁺	20 ^b			2, 6
<i>Desmarestia aculeata</i> *, s	0-15(20), 5(10) ^{+, ++}	20-23 ^{a, b}	<-1.5		5, 6, 7, 12
<i>Chorda filum</i> , s		20, 24 ^{a, c}	0		6, 9
<i>Polysiphonia urceolata</i> *	0-20, 10-15 ⁺⁺	25-26 ^{a, b}			5, 6
<i>Chaetomorpha melagonium</i> *	0-25, 10-20 [?]	26 [?]	<-5		4, 12

(Table II contin.)

microthalli:

<u>Alaria esculenta</u> [*] , m		19-20 ^a	<-1.5	3
<u>A. esculenta</u> [*] , f		20-21 ^a	<-1.5	3
<u>Agarum cribrosum</u> [*] , m		20-21 ^a		3
<u>Desmarestia aculeata</u> [*] , **, m	0-20, 10 ⁺	21.8-24.5 ^a		5, 8
<u>D. aculeata</u> [*] , **, f	0-20, 0-15 ⁺	22-22.6 ^a		5, 8
<u>Laminaria saccharina</u> [*] , m		23-24 ^a	<-1.5	2, 3
<u>L. saccharina</u> [*] , f		23-25 ^a	<-1.5	2, 3
<u>Chorda filum</u> [*] , m		26-28 ^{a, c}	<-1.5	15 3, 9
<u>C. filum</u> [*] , f		27-28 ^{a, c}	<-1.5	15 3, 9

Arctic cold-temperate N-Atlantic species

<u>Chromastrum secundatum</u> ,		17 ^a		5
<u>Chorda tomentosa</u> , s		18, <20 ^{b, c}	<-1	6, 9
<u>Phycodrys rubens</u>		18-20 ^b		6
<u>Membranoptera alata</u>		20 ^b		6
<u>Laminaria digitata</u> , s	0-20, 10-15 ⁺	21 ^a	17	1, 2
<u>L. longicruris</u> , s	0-20, 10 ⁺			2
<u>Chromastrum virgatulum</u> ,		21 ^a		5
<u>Acrosiphonia sonderi</u>	0-20, 0 ⁺⁺	23 ^a		5

microthalli

<u>Laminaria digitata</u> , m		22-24 ^a	<-1.5	2, 3
<u>L. digitata</u> , f		22-23 ^a	<-1.5	17 2, 3
<u>L. longicruris</u> , m, f		23 ^a		2
<u>Chorda tomentosa</u> , g		24-25 ^{a, c}	<-1.5	10 3, 9

Cold-temperate NE-Pacific species

<u>Cymathere triplicata</u> , s		15 ^b	<-1.5	7
<u>Pleurophycus gardneri</u> , s		15 ^b	<-1.5	7
<u>Hedophyllum sessile</u> , s		15 ^b	<-1.5	7
<u>Postelsia palmaeformis</u> , s		15 ^b	<-1.5	7
<u>Laminaria setchellii</u> , s	0-18, 5-15 ⁺	18 ^{b, 19a}		1, 7
<u>L. bongardiana</u> , s	0-18, 10 ⁺	18 ^{a, b}	<-1.5	1, 7
<u>Alaria marginata</u> , s		18 ^b		7
<u>Pterygophora californica</u> , s		18 ^b		7

(Table II contin.)

<u>Iridaea splendens</u>		20 ^b	<-1.5	7
<u>Macrocystis integrifolia</u> , s		23 ^b	<-1.5	7
<u>Gymnogongrus linearis</u>		25 ^b	<-1.5	7
microthalli				
<u>Laminaria bongardiana</u> , m		20-22 ^a	<-1.5	3
<u>L. bongardiana</u> , f		19-21 ^a	0 11	1, 3
<u>Alaria marginata</u> , m		21-22 ^a	<-1.5	3
<u>A. marginata</u> , f		22-23 ^a	<-1.5	3
<u>Cymathere triplicata</u> , f		22 ^a	<-1.5	3
<u>Pleurophycus gardneri</u> , m, f		22 ^a	0	3
<u>Laminaria ephemera</u> , g		22-23 ^a	<-1.5	3
<u>L. setchellii</u> , m, f		23 ^a	<-1.5 11	1, 3
<u>L. sinclairii</u> , m		22-23 ^a	<-1.5	3
<u>L. sinclairii</u> , f		23 ^a	<-1.5	3
<u>Macrocystis integrifolia</u> , m		24-25 ^a	<-1.5	3
<u>M. integrifolia</u> , f		24 ^a	1	3
<u>Pterygophora californica</u> , m		25 ^a	<-1.5	3
<u>P. californica</u> , f		24 ^a	<-1.5	3
Cold-temperate N-Atlantic species				
<u>Laminaria hyperborea</u> , s	0-20, 5-15+	20 ^{a, b}		1, 2, 6
<u>Delesseria sanguinea</u>	0-20, 10-15+	23 ^b		6, 13
<u>Dumontia contorta</u>		25 ^b		6
<u>Furcellaria lumbricalis</u>	0-25, 10-15+	25 ^a	<-5	11
<u>Polyides rotundus</u> , s	5-25, 10-25+	27 ^a	<-5	11
<u>Fucus spiralis</u>	0-25, 15+	28 ^b		6, 13
<u>Phyllophora pseudoceranoides</u>	0-25, 10+	30 ^b		6, 13
microthalli				
<u>Saccorhiza dermatodea</u> , g		21 ^a	<-1.5	3
<u>Laminaria hyperborea</u> , m		21-23 ^a	<-1.5	2, 3
<u>Laminaria hyperborea</u> , f		21-23 ^a	<-1.5 17	1, 2, 3

Table III: Temperature requirements of amphiequatorial seaweeds. The authorities of the mentioned species are given in Table 6. Abbreviations: g: gametophyte, mt: microthallus, m: male, f: female gametophyte, s: sporophyte, u: life history stage unknown, UST: upper survival temperature, ULG: upper temperature limit for gametogenesis. + growth rates determined over whole experimental periods of up to 4 weeks, i. e. in plants not fully acclimated to the respective temperatures. ++ growth rates determined after 5 to 6 weeks, i. e. after complete acclimation of growth to the respective temperatures. ^a UST determined in two-week-exposures to the respective temperatures and postculture under growth permitting conditions, ^b UST determined by measurements of photosynthetic capacities before and after one-week-exposures to the respective temperatures. 1: Peters & Breeman (1992), 2: Bischoff & Wiencke (unpublished), 3: Ramirez *et al.* (1986), 4: Anderson & Bolton (1989), 5: Peters & Müller (1986), 6: Nakahara (1984), 7: Lüning & Freshwater (1988), 8: Ramirez & Peters (unpubl.), 9: Lüning (1984), 10: Peters 1992, 11: Clayton (1986), 12: Stache (1993), 13: tom Dieck (1992), 14: tom Dieck & Oliveira (1993), 15: tom Dieck (1993), 16: Bischoff & Wiencke (1993), 17: Peters & Breeman (1993), 18: Wiencke & tom Dieck (1990), 19: Bolton (1983), 20: Bischoff & Wiencke (unpubl.; The applied methods are identical to those used by Bischoff & Wiencke 1993).

Species, life history stage	Origin of strain	Growth range, optimum	UST	ULG	References
Brown algae					
<u>Desmarestia viridis</u> , g	Helgoland	0-20, 20 ⁺	25-27.4 ^a	5, 10	1, 2
	Brittany		26.4 ^a		1
	Newfoundland		26.4 ^a		1
	Hokkaido		27.2-27.4 ^a	18	1, 6
<u>D. viridis</u> , s	Helgoland		23 ^b		9
	Washington		23 ^b		7
<u>D. confervoides</u> , g	Argentina, 40°50'S		25.8 ^a		1
	Argentina, 44°23'S		26.3 ^a		1
	Chile, 53°10'S		24-26.4 ^a	15	1, 2, 8
<u>D. confervoides</u> , s	Chile, 53°10'S	0-20, 10-15 ⁺⁺	21 ^a		2
<u>D. munda</u> , m	Western Canada		25.6 ^a	5	1, 5
<u>D. munda</u> , f	Western Canada		25.8 ^a	5	1, 5
<u>D. firma</u> , m	Central Peru		26.7 ^a		1
	Northern Chile		27.3 ^a	20	1, 3
	South Africa		27.4 ^a	15	1, 4

(Table III contin.)

<u>D. firma</u> , f	Central Peru		27.1 ^a		1
	Northern Chile		28.5 ^a	20	1
	South Africa		27.6 ^a	15	1, 4
<u>D. ligulata</u> , g	Western Canada		25.7 ^a		1
	Brittany		25.5 ^a		1
	Hokkaido		27.2 ^a	18	1, 6
	Chile		24.7-25.6 ^a	15	1, 8
	Argentina, 44°23'S		25.0-25.4 ^a		1
<u>Dictyosiphon foeniculaceus</u> , m	Western Ireland		27.3 ^a		1
	Newfoundland		25.4 ^a		1
<u>D. foeniculaceus</u> , f	Western Ireland		27.5 ^a		1
	Newfoundland		25.4 ^a		1
<u>D. hirsutus</u> , m	Tierra del Fuego		24.0-24.1 ^a	10	1, 10
<u>D. hirsutus</u> , f	Tierra del Fuego		23.2 ^a	10	1, 10
<u>Ectocarpus siliculosus</u> , u	Canadian Arctic	0-23; 15+	23 ^a		19
	Chile, 55 °S	0-20; 5-15+	24 ^a		18
<u>E. siliculosus</u> , s	Newfoundland	5-23; 10-20+	23 ^a		19
	Norway	5-23; 20+	23 ^a		19
	Isle of Man	5-26; 20+	28 ^a		19
	Italy	3-26; 17-20+	30 ^a		12, 19
	Massachusetts, U.S.A.	5-26; 20+	25 ^a		19
	N.Carolina, U.S.A.	3-26; 17-20+	28 ^a		12, 19
	Texas, U.S.A.	5-26; 20+	33 ^a		19
	Chile 44 °S	3-20; 17-20+	≥23 ^a		12
	South Australia	5-26; 20+	25 ^a		19
	New Zealand	3-23; 17-20+	≥23 ^a		12
<u>Scytothamnus sp.</u> , mt	Western Canada		25.3 ^a		1
<u>S. australis</u> , mt	Chile, 39°51'S		26.6 ^a		1
	Chile, 41°30'S		27.4 ^a		1
	Australia			13	11

(Table III contin.)

<u>Striaria attenuata</u> , mt	Hokkaido		≥33.5 ^a		1
	Tasmania		≥33.5 ^a		1
	Chile		31.9 ^a		1
	Argentina		32.5 ^a		1
<u>Macrocystis pyrifera</u> , m	California		25-26 ^a		15
<u>M. pyrifera</u> , f	California		25 ^a		15
<u>M. pyrifera</u> , f	Chile, 40 °S		24.8 ^a	13	17
<u>M. pyrifera</u> , f	New Zealand	24 ⁺			15
<u>Laminaria ochroleuca</u> , s	Brittanny	5-22, 15-20 ⁺	22-23 ^a		13
<u>L. ochroleuca</u> , m			25 ^a		15
<u>L. ochroleuca</u> , f			25 ^a	17	15
<u>L. abyssalis</u> , s	Brazil	(0)5-23, 15-20 ⁺	24 ^a		14
<u>L. abyssalis</u> , m			25 ^a		15
<u>L. abyssalis</u> , f			25 ^a	21	14, 15
<u>L. pallida</u> , s	South Africa	(0)5-22, 15-20 ⁺	22 ^a		14
<u>L. pallida</u> , m			23-25 ^a		15
<u>L. pallida</u> , f			25 ^a	17	14, 15
<u>L. schinzii</u> , s	South Africa	(0)5-22, 10-15 ⁺	22-23 ^a		14
<u>L. schinzii</u> , m			24-25 ^a		15
<u>L. schinzii</u> , f			25 ^a	17	14, 15

Green algae

<u>Acrosiphonia arcta</u>	Greenland	0-15; 0-10 ⁺⁺	22 ^a		16, 20
	Western Canada	0-15 ⁺⁺	22-23 ^a		20
	Nova Scotia	0-15 ⁺⁺	23 ^a		20
	Iceland	0-15 ⁺⁺	23-24 ^a		20
	Faroës	0-15 ⁺⁺	23 ^a		20
	Helgoland	0-15 ⁺⁺	22 ^a		20
	Brittany	0-15 ⁺⁺	23 ^a		20
	Chile, 55°S	0-15 ⁺⁺	25 ^a		20
	Antarctica	0-15; 5 ⁺	22 ^a		18

(Table III contin.)

<u>Urospora penicilliformis</u>	Spitsbergen	0-15 ⁺⁺	23-24 ^a	20
	Greenland	0-15, 0 ⁺⁺	23 ^a	16, 20
	Nova Scotia	0-20 ⁺⁺	25 ^a	20
	Helgoland	0-20 ⁺⁺	26 ^a	20
	Japan	0-20 ⁺⁺	25-26 ^a	20
	New Zealand	0-20 ⁺⁺	25-26 ^a	20
	Antarctica	0-15, 5 ⁺	19 ^a	18

Table IV: Summary of the temperature requirements for growth and survival of macroalgae from different geographical regions. UST: upper survival temperature. Values in brackets characterize exceptions. Abbreviations and symbols: *: refers to filamentous algae or microthalli in species with heteromorphic life-histories, ^a: few data available.

Species group	Growth range optima (°C)	UST (°C)	Growth range optima (°C)	UST (°C)	Species group
Endemic Antarctic and some cold-temperate species	≤5(10); 0-5 ≤10, (≤15)*	10-13 (17) 13-18*			
Antarctic cold-temperate species	≤10, 15(20)	13.5-19(25) 20.8-21.5(24.5)*	≤15; (1)5, 10	16-20 18-20*	Endemic Arctic species
exclusively cold-temperate Atlantic and species	(0) 5-15, 20 ^a	17-22(24) 19.9-25.7(28.1)*	≤(15)20(25); 5-15 (20) ≤ 20*	17-21 (26) (19)22-25*	Arctic cold-temperate (N- amphioceanic) species
species			≤ 18; 5-15 ^a	(15)18-23(25) 19-25*	cold-temperate NE-Pacific
species			0(5)-(20)23; 5-15	20-27 (30) 21-23 ^a *	cold-temperate N-Atlantic

Table V: Statistical data analysis comparing UST's of brown algal microthalli from different geographical regions (Mann-Whitney U-test, Sokal and Rohlf [1973], significance level $P < 0.005$). Abbreviations: AAE: Antarctic endemic, AACT: Antarctic cold-temperate, SCT: Southern Hemisphere (cold-) temperate, NCT Northern Hemisphere (cold-)temperate, ACT: Arctic cold-temperate, AE: Arctic endemic, 1: single Hemisphere taxa, 2: amphiequatorial taxa. ns: not significant, t: region with significantly higher UST's in top row, r: region with significantly higher UST's in righthand row. Letters between brackets indicate that difference is significant in 1-tailed but not in 2-tailed test.

AAE	AACT ₁	AACT ₂	SCT ₁	SCT ₂	NCT ₂	NCT ₁	ACT ₂	ACT ₁	AE	
t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	AAE
	t	t	t	t	(t)	t	t	ns		AACT ₁
		ns	(t)	ns	r	t	(r)	r		AACT ₂
			t	t	r	t	ns	r		SCT ₁
				ns	r	ns	r	r		SCT ₂
					r	t	r	r		NCT ₂
						t	ns	r		NCT ₁
							r	r		ACT ₂
								r		ACT ₁
										AE

Table VI: List of species cited in Tables I-III.

<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) J. Agardh	<i>Elachista antarctica</i> Skottsberg
<i>A. sonderi</i> (Kützinger) Kornmann	<i>Enteromorpha bulbosa</i> (Suhr) Montagne
<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsberg	<i>Fucus spiralis</i> L.
<i>Agarum cribrosum</i> Bory	<i>Furcellaria lumbricalis</i> (Hudson) Lamouroux
<i>Alaria marginata</i> Postels et Ruprecht	<i>Geminocarpus geminatus</i> (J. D. Hooker et Harvey) Skott
<i>Ascoseira mirabilis</i> Skottsberg	<i>Gigartina skottsbergii</i> (Bory) Setchell et Gardner
<i>Chaetomorpha melagonium</i> (Dillwyn) Kützinger	<i>Gononema pectinatum</i> Kuckuck et Skottsberg in Skottsber
<i>Chorda filum</i> Stackhouse	<i>Gymnogongrus linearis</i> (C. Agardh) J. Agardh
<i>Chorda tomentosa</i> Lyngbye	<i>Hedophyllum sessile</i> (C. Agardh) Setchell
<i>Chordaria linearis</i> (Hooker et Harvey) Cotton	<i>Himantothallus grandifolius</i> (A. et E. S. Gepp) Zino
<i>C. magellanica</i> Kylin	<i>Iridaea cordata</i> (Turner) Bory
<i>Chromastrum secundatum</i> (Lyngbye) Papenfuss	<i>I. laminarioides</i> Bory
<i>C. virgatulum</i> (Harvey) Papenfuss	<i>I. splendens</i> (Setchell et Gardner) Papenfuss
<i>Cymathere triplicata</i> Postels et Ruprecht	<i>I. undulosa</i> Bory
<i>Desmarestia aculeata</i> (L.) Lamouroux	<i>Laminaria abyssalis</i> Joly
<i>D. anceps</i> Montagne	<i>L. bongardiana</i> Postels et Ruprecht
<i>D. antarctica</i> Moe et Silva	<i>L. digitata</i> (Hudson) Lamouroux
<i>D. confervoides</i> (Bory) Ramirez et Peters	<i>L. ephemera</i> Setchell
<i>D. distans</i> (C. Agardh) J. Agardh	<i>L. farlowii</i> Setchell
<i>D. firma</i> (C. Agardh) Skottsberg	<i>L. hyperborea</i> (Gunnerus) Foslie
<i>D. hirsutus</i> (Skottsberg) Pedersen	<i>L. longicuris</i> Bach. Pylaie
<i>D. ligulata</i> (Lightfoot) Lamouroux	<i>L. ochroleuca</i> De la Pylaie
<i>D. menziesii</i> J. Agardh	<i>L. pallida</i> (Greville) J. Agardh
<i>D. muelleri</i> Ramirez et Peters	<i>L. saccharina</i> (Linnaeus) Lamouroux
<i>D. munda</i> Setchell et Gardner	<i>Laminaria schinzii</i> Foslie
<i>D. viridis</i> (O.F. Mueller) Lamouroux	<i>L. setchellii</i> Silva
<i>Delesseria sanguinea</i> (Huds.) Lamouroux	<i>L. sinclairii</i> (Harvey ex Hooker f. et Harvey)
<i>Devaleraea ramentacea</i> (L.) Guiry	Farlow, Anderson et Eaton
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> Greville	<i>L. solidungula</i> J. Agardh
<i>Dumontia contorta</i> (S.Gmelin) Ruprecht	<i>Lessonia nigrescens</i> Bory
<i>Durvillaea antarctica</i> (Chamisso) Hariot	<i>L. vadosa</i> Searles
<i>Ecklonia maxima</i> (Osbeck) Papenfuss	<i>Macrocystis integrifolia</i> Bory
<i>E. radiata</i> (C. Agardh) J. Agardh	<i>M. pyrifera</i> (L.) C. Agardh
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	<i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackhouse
	<i>Palmaria decipiens</i> (Reinsch) Ricker

(Table VI contin.).

Phaeurus antarcticus Skottsberg
Phycodrys rubens (L.) Batters
Phyllophora antarctica A. et E. S. Gepp
P. pseudoceranoides (S. Gmelin) Newr. et A. Tayl.
Pilayella littoralis (L.) Kjellmann
Pleurophycus gardneri Setchell et Saunders
Polyides rotundus (Hudson) Greville
Polysiphonia urceolata (Lightfoot ex Dillwyn) Greville
Postelsia palmaeformis Ruprecht
Pterygophora californica Ruprecht
Saccorhiza dermatodea (Bach. Pylaie) J. Agardh
Scytothamnus australis (J. Agardh) Hooker et Harvey
S. fasciculatus (J. D. Hooker et Harvey) Cotton
Stereocladon rugulosus (Bory) Hariot
Striaria attenuata Greville
Tinocladia falklandica (Skottsberg) Kylin
Ulothrix subflaccida Wille
Urospora penicilliformis (Roth) Areschoug

5 Zusammenfassung der Ergebnisse

5.1 Temperaturansprüche tropischer Makroalgen aus dem Westpazifik (Publikation I)

In dieser Studie wurde die Temperaturtoleranz von 26 tropischen Makroalgen sowie das Temperatur-Wachstumsmuster von 4 Rotalgen von der Insel Hainan (V. R. China) untersucht (Abb. 1, Tabelle 1 in Publ. I). In Bezug auf die oberen Überlebenstemperaturen (upper survival temperatures: USTs) zeigte sich ein relativ einheitliches Bild. Die untersuchten Algenarten überlebten Temperaturen zwischen (32) 33-36 (37) °C (Tabelle 2 in Publ. I). Hinsichtlich der unteren Überlebenstemperaturen (lower survival temperatures: LSTs) zeigten die Arten dagegen eine große Variationsbreite. Dennoch konnten die Algen in zwei Gruppen eingeteilt werden.

Die erste Gruppe der Arten wies LSTs zwischen 16 und 9 (-7) °C auf. Zu dieser Gruppe gehörten *Hypnea musciformis*, *Centroceras clavulatum*, *Falkenbergia hillebrandii*, *Gelidiopsis intricata*, *Halymenia maculata*, *Hypnea cenomyce*, *Hypnea spinella*, *Dictyopteris repens*, *Gracilaria changii*, *Laurencia cartilaginea*, *Gelidium pusillum* und *Laurencia changii*. Die zweite Gruppe der Arten hatte LSTs zwischen 6 und ≤ 1 °C. Zu dieser Gruppe gehörten *Ulva conglobata*, *U. fasciata*, *Padina boryana*, *Dictyosphaeria cavernosa*, *Cladophora* sp., *Boodlea composita*, *Boergesenia forbesii*, *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha compressa*, *E. intestinalis*, *Gracilaria tenuistipitata*, *Monostroma nitidum*, *Struvea* sp. und *Valonia aegagropila* (Reihenfolge der Arten entsprechend ihrer LST, vgl. Tabelle 2 in Publ. I).

Der Temperaturbedarf für das Wachstum wurde bei den Rotalgen *Laurencia changii*, *L. cartilaginea*, *Hypnea cenomyce* und *H. spinella* untersucht. Diese Arten wuchsen zwischen 15 und 30 °C. Während *L. changii* das Wachstumsoptimum bei 25 und 30 °C zeigte, wuchsen die anderen drei Arten mit optimalen Raten bei 30 °C.

5.2 Temperaturansprüche arktisch-kalttemperierter und polar-kalttemperiert amphitropischer Grünalgen (Publikationen II und III)

In diesen Arbeiten wurde der Temperaturbedarf für das Wachstum und die Temperaturtoleranz von den Grünalgen *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* (Publ. II) und *Urospora penicilliformis* (Publ. III) bestimmt. Hierfür wurden Isolate von verschiedenen Orten innerhalb des jeweiligen Verbreitungsgebietes untersucht (Tabelle 1 in Publ. II und III). *A. sonderi* ist eine amphiatlantisch arktisch-kalttemperierte Art. Bei *A. arcta* und *U. penicilliformis* handelt es sich um Arten mit polar-kalttemperiert amphitropischer Verbreitung. Innerhalb dieser Arten konnten Temperatur-Ökotypen nachgewiesen werden:

Acrosiphonia sonderi von Helgoland wuchs zwischen 0 und 20 °C mit einem Wachstumsoptimum bei 15 °C sowie sehr niedrigen Raten bei 0 und 20 °C. Die UST war 25 °C. Das Isolat von Spitzbergen zeigte einen Wachstumsbereich zwischen 0 und 15 °C mit hohen Wachstumsraten zwischen 0 und 10 °C und sehr geringen Raten bei 15 °C. Die UST dieses Isolates war 22-24 °C. Ein Isolat von der Disko-Insel (Grönland) wuchs zwischen 0 und 20 °C mit einem Wachstumsoptimum bei 0 °C, hohen Raten bei 5 und 10 °C sowie sehr niedrigen Werten bei 15 und 20 °C. Dieses Isolat tolerierte 23 °C (Abb. 10-12, Tabelle 2 in Publ. II).

Die untersuchten Isolate von *Acrosiphonia arcta* wuchsen zwischen 0 und 15 °C. Die Isolate von Friday Harbor, Island, den Färöer-Inseln und Helgoland zeigten ähnliche Temperatur-Wachstumsmuster mit einem breiten Wachstumsoptimum zwischen 0 (5) und 15 °C. Dagegen wuchsen die Isolate von Halifax, Roscoff und Puerto Williams mit optimalen Raten bei 10 °C. Die USTs der meisten dieser Isolate lagen bei 22 und 23 °C, die von dem Isolat von Roscoff zwischen 23 und 24 °C und das Isolat von Puerto Williams tolerierte 25 °C. Ein Isolat von der Disko-Insel wuchs optimal zwischen 0 und 10 °C mit sehr niedrigen Raten bei 15 °C und ein Isolat von der König-Georg-Insel (Süd-Shetland-Inseln) zeigte das Wachstumsoptimum bei 5 °C. Beide Isolate tolerierten 22 °C. (Abb. 1-9, Tabelle 2 in Publ. II)

Die Isolate von *Urospora penicilliformis* von Helgoland, Otago Peninsula, Halifax, Japan und Concepción wuchsen zwischen 0 und 20 °C. Während die Isolate von Helgoland und Otago Peninsula mit ähnlich hohen Wachstumsraten zwischen 0 und 20 °C wuchsen, zeigten die Isolate von Halifax, Japan und Concepción ein Wachstumsoptimum zwischen 5 und 15 °C. Die USTs dieser

Isolate lagen bei 25 und 26 °C. Im Gegensatz zu dieser Gruppe wuchsen die Isolate von der San-Juan-Insel, der Disko-Insel, von Spitzbergen und der König-Georg-Insel nur zwischen 0 und 15 °C. Das Isolat von der San-Juan-Insel zeigte zwischen 0 und 15 °C ähnlich hohe Wachstumsraten (UST: 24 °C), während die Isolate von der Disko-Insel (UST: 23 °C) und Spitzbergen (UST: 23-24 °C) mit optimalen Raten bei 0 °C wuchsen. Das Isolat von der König-Georg-Insel zeigte das Wachstumsoptimum bei 5 °C und tolerierte 19 °C (Abb. 1-2, Tabelle 2 in Publ. III).

5.3 Temperaturansprüche antarktischer Rotalgen (Publikation IV)

Ziel dieser Untersuchung war es, den Temperaturbedarf für das Wachstum sowie die Temperaturtoleranz von 15 antarktischen Rotalgen von der König-Georg-Insel (Süd-Shetland-Inseln) und der Signy-Insel (Süd-Orkney-Inseln) (Tabelle 1 in Publ. IV) zu bestimmen. Hinsichtlich ihrer Temperatur-Wachstumsmuster und ihrer USTs konnten die Arten in zwei Gruppen eingeteilt werden (Reihenfolge der Arten entsprechend ihrer UST, vgl. Tabelle 2 in Publ. IV).

Die erste Gruppe der Arten hatte USTs zwischen 22 und 16 °C. Zu dieser Gruppe gehörten *Bangia atropurpurea*, *Phyllophora ahnfeltioides*, *Porphyra endiviifolium*, *Gymnogongrus antarcticus*, *Rhodymenia subantarctica*, *Rhodochorton purpureum* und *Delesseria lancifolia*. *Rhodymenia subantarctica*, *Phyllophora ahnfeltioides*, *Gymnogongrus antarcticus* und *Rhodochorton purpureum* wuchsen zwischen 0 und 10 °C. Während *Rhodymenia subantarctica* bei 5 und 10 °C mit optimalen Raten und sehr niedrigen Raten bei 0 °C wuchs, zeigte *Phyllophora ahnfeltioides* ähnlich hohe Wachstumsraten zwischen 0 und 10 °C. *Gymnogongrus antarcticus* und *Rhodochorton purpureum* zeigten ein Wachstumsoptimum bei 0 und 5 °C (Abb. 1 in Publ. IV).

Die zweite Gruppe der Arten hatte USTs zwischen 14 und 7 °C. Zu dieser Gruppe gehörten *Ballia callitricha*, *Phycodrys austrogeorgica*, *Gigartina skottsbergii*, *Phyllophora antarctica*, *Georgiella confluens*, *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides* und *Plocamium cartilagineum*. *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides*, *Ballia callitricha* sowie *Phyllophora antarctica* wuchsen bei 0 und 5 °C, während *Georgiella confluens*, *Gigartina skottsbergii* und *Plocamium cartilagineum* nur bei 0 °C, nicht aber bei 5 °C wuchsen. *Myriogramme mangini* und *Pantoneura plocamioides* zeigten ähnlich

hohe Wachstumsraten bei 0 und 5 °C, während die anderen Arten mit optimalen Raten bei 0 °C wuchsen (Abb. 2 in Publ. IV).

5.4 Temperaturansprüche antarktischer, arktischer und amphäquatorial verbreiteter Makroalgen (Publikation V)

In dieser Arbeit wurden die verfügbaren Daten von Untersuchungen bis 1994 über den Temperaturbedarf für das Wachstum und die Reproduktion sowie die Temperaturtoleranzen von Kaltwasseralgen beider Hemisphären und von amphäquatorial verbreiteten Algen zusammengefaßt (Tabelle 1-3 in Publ. V). Es sei angemerkt, daß über die oberen Temperatur-Reproduktionsgrenzen (upper temperature limit for gametogenesis: UGL) der Kaltwasseralgen beider Hemisphären nur wenige Daten zur Verfügung stehen, und daß sich die Angaben in den meisten Fällen auf Mikrothalli oder Gametophyten von Braunalgen beziehen. Die LSTs der Kaltwasseralgen liegen generell zwischen 0 und -2(-5) °C.

Kalttemperierte nordatlantische Arten zeigen einen Wachstumsbereich zwischen 0(5) und (20)25 °C (Optimum: 5-15(25) °C, ULG: 17 °C) und kalttemperierte nordostpazifische Arten zwischen 0 und 18 °C (Optimum: 5-15 °C, ULG: 11 °C). Die USTs der nordatlantischen Arten liegen zwischen 20 und 27 (30) °C und die der nordostpazifischen zwischen (15)18-23(25) °C. Arktisch-kalttemperierte (nordatlantische und amphiozeanische) Arten wachsen zwischen 0 und (15)20(25) °C mit optimalen Raten zwischen (0)5 und 15(20) °C (ULG: 10-17 °C). Diese Algen tolerieren Temperaturen zwischen 17 und 23(28) °C. Endemisch arktische Arten können nur bei Temperaturen ≤ 15 °C wachsen (Optimum: 0-10 °C, ULG: 8 °C) und zeigen USTs zwischen 16 und 20 °C.

Kalttemperierte Arten der Südhemisphäre wachsen zwischen 0(5) und (15)20 °C und zeigen optimale Raten zwischen (0)5 und 15(20) °C (ULG: 10-15 [24] °C). Diese Arten tolerieren Temperaturen zwischen 17 und 24(28) °C. Antarktisch-kalttemperierte Arten zeigen einen Wachstumsbereich zwischen 0 und (5)10 oder 15(20) °C mit Optima zwischen 0(5) und 15(20) °C und USTs zwischen 13,5 und 19(25) °C (ULG: 13-15 °C). Endemisch antarktische Arten wachsen zwischen 0 und 5, bzw. 0 und 10(15) °C mit optimalen Raten zwischen 0 und 5(10) °C. Diese Arten tolerieren Temperaturen zwischen 11 und 16(18) °C (ULG: 5 °C).

In dieser Publikation wurden erstmals Daten über den Temperaturbedarf für das Wachstum und das Überleben von amphiäquatorial verbreiteten Grünalgen (*Acrosiphonia arcta* und *Urospora penicilliformis*, vgl. auch Kap. 5.2) genannt. Die filamentösen Stadien dieser Grünalgen sowie Mikrothalli und Gametophyten von amphiäquatorial verbreiteten Braunalgen tolerieren Temperaturen zwischen (22)25 und 28(33) °C. Die Grünalgen sowie die Gametophyten von *Desmarestia viridis* / *D. confervoides* wachsen zwischen 0 und 20 °C bzw. 0 und 15 °C und zeigen optimale Raten zwischen (0-)10 und 15(20) °C. Die ULGs der Braunalgen (Mikrothalli und Gametophyten) liegen bei Temperaturen $\leq 15(20)$ °C.

6 Diskussion

6.1 Methodische Aspekte

Ermittlung der Toleranztemperaturen

Die Bestimmung der Toleranztemperatur mariner Makroalgen wurde von Lüning (1984) und von Lüning und Freshwater (1988) anhand von Photosynthesemessungen vor und nach der Exposition in der jeweiligen Temperatur durchgeführt. Betrug die Photosyntheserate nach Ende des Versuchs noch mindestens 50 % des Kontrollwertes, hatte die jeweilige Alge die Versuchstemperatur überlebt. Diese Methode liefert nur schwer interpretierbare Ergebnisse, denn die Mehrzahl der Zellen kann zwar letal geschädigt sein, jedoch können gleichzeitig Zellen subletal oder gar nicht geschädigt sein und bei günstigeren Temperaturbedingungen wieder wachsen. Im größten Teil der veröffentlichten Experimente, wie auch in dieser Arbeit, wurden somit die Algen nach Versuchsende in eine für die jeweilige Art günstige Temperatur- (und Licht-) bedingung gebracht, so daß den Zellen die Möglichkeit gegeben wurde, wieder zu einem Thallus auszuwachsen, was dann als Überlebenskriterium galt (z.B. Bolton und Lüning 1982, Bolton 1983, Cambridge *et al.* 1984, 1987, 1990, McLachlan und Bird 1984, Yarish *et al.* 1984, 1987, Novaczek *et al.* 1989, 1990, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990, Novaczek und Breeman 1990, Bischoff und Wiencke 1993, Pakker *et al.* 1995, 1996a, b, Pakker und Breeman 1996).

Innerhalb der Literatur werden jedoch sehr unterschiedliche Expositionszeiten für die Bestimmung der Toleranztemperaturen angegeben: z.B. Biebl (1962) 12 Stunden, Lüning (1984) 1 Woche, Bolton (1983) 3 Wochen, Yarish (1984) 5 Wochen, McLachlan und Bird (1984) 6 Wochen und Cambridge *et al.* (1984) 8 Wochen. Yarish *et al.* (1987) zeigten für die Rotalge *Polyneura hilliae* (GREVILLE) KYLIN, daß die UST von der Expositionszeit in den verschiedenen Temperaturen abhängig ist. Diese Autoren fanden, daß die UST ab einer 2-wöchigen Inkubationszeit konstant blieb. Daher wurde in vielen Untersuchungen eine 2-Wochen-Exposition zur Bestimmung der UST benutzt (z. B. Wiencke und tom Dieck 1989, 1990, tom Dieck 1992, 1993, Peters und Breeman 1992, 1993, Bischoff und Wiencke 1993, Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996a, b, Pakker und Breeman 1996). Novaczek *et al.* (1990) konnten dagegen für *Chaetomorpha melagonium* (DILLWYN) KÜTZING eine höhere UST bei einer 2-wöchigen im Ver-

gleich zu einer 12-wöchigen Versuchszeit beobachten. Auch für *Laminaria* Gametophyten wurde eine Abnahme der USTs um 1-2 °C nach einer 8-wöchigen im Gegensatz zu einer 2-wöchigen Expositionszeit gefunden (tom Dieck 1993). In Bezug auf die LSTs wurde bei einigen tropischen Makroalgen gezeigt, daß sie eine bestimmte Temperatur 2 Wochen überlebten, aber bei dieser nach 4, 6 oder 8 Wochen abstarben (Cambridge *et al.* 1990, Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996a, b, Pakker und Breeman 1996). Für eine Simulation von Sommer- bzw. Winterbedingungen im Feld ist eine 8 bis 12-wöchige Inkubationszeit sicherlich sinnvoll. Aus praktischen Gründen wurden die Toleranztemperaturen in dieser Arbeit jedoch ebenfalls in 2-wöchigen Inkubationszeiten bestimmt. Da in verschiedenen taxonomischen Gruppen Unterschiede in Bezug auf die Abhängigkeit zwischen Toleranztemperatur und Inkubationszeit auftreten, ist nicht auszuschließen, daß die Toleranztemperaturen der hier untersuchten Arten bei einer längeren Versuchszeit ebenfalls um einige Grad Celsius niedriger (UST) bzw. höher (LST) liegen würden.

Neben der Dauer des Versuchs können die in einem Experiment verwendete Photonenfluenzrate sowie die Photoperiode die Toleranztemperaturen ebenfalls in den oberen oder unteren Temperaturbereich verschieben. Dieses muß bei einem Vergleich der Ergebnisse verschiedener Autoren in Betracht gezogen werden. Hohe Photonenfluenzraten reduzieren die UST sowie die LST (Yarish *et al.* 1984, 1986), und niedrige Temperaturen werden in Kombination mit einer kurzen Tageslänge besser toleriert (Novaczek *et al.* 1990, Cambridge *et al.* 1987, 1990). In dieser Arbeit wurden die Toleranzversuche generell bei einer niedrigen Photonenfluenzrate ($7\text{--}15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durchgeführt. Die Tageslänge wurde innerhalb der verschiedenen Gruppen (tropische Algen 12:12 Stunden, polar-kalttemperierte Grünalgen 18:6 Stunden und antarktische Rotalgen 16:8 Stunden L:D Rhythmus) allerdings nicht verändert. Auch in Bezug auf die oberen und unteren Reproduktionsgrenzen (upper and lower temperature limit for gametogenesis: ULG und LLG) konnte eine Abhängigkeit zur Photonenfluenzrate gezeigt werden (tom Dieck 1992, tom Dieck und Oliveira 1993).

Ermittlung von Wachstumsraten

In den meisten Untersuchungen über den Temperaturbedarf für das Wachstum von Algen wurden die Wachstumsraten als Mittelwerte der gesamten Versuchszeit berechnet. Die Versuchszeit variiert dabei zwischen wenigen Ta-

gen und mehreren Monaten (z. B. Fortes und Lüning 1980 [24 Stunden], Bolton und Lüning 1982 [7 Tage], Bolton 1983 [14 Tage], Rueness und Tanager 1984 [7 Monate], McLachlan und Bird 1984 [3 Wochen], Cambridge *et al.* 1984, 1987, 1990 [3-10 Tage], Yarish *et al.* 1984, 1986 [6-10 Wochen], Guiry *et al.* 1987 [3 Wochen], tom Dieck 1989, 1992 [12-14 Tage], Novaczek *et al.* 1989, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990, Novaczek und Breeman 1990 [4 Wochen], Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996a, Pakker und Breeman 1996 [1-4 Wochen]). Unterschiedliche Versuchszeiten können zu verschiedenen Ergebnissen führen, da sich Algen bezüglich ihres Wachstums an eine bestimmte Temperatur akklimatisieren und sich somit die Wachstumsrate im Verlauf des Experiments verändert. Bischoff und Wiencke (1993) bestimmten die Wachstumsraten in ein- bis zweiwöchentlichen Abständen über einen Zeitraum von 5-6 Wochen, um den Verlauf der Akklimatisierung des Wachstums an die jeweilige Temperatur zu verfolgen. Zusätzlich wurde die Menge des eingesetzten Materials während der Versuche innerhalb bestimmter Grenzen möglichst konstant gehalten (einhergehend mit dem Wiegen der Thalli wurden die Kulturen auf ihr Ausgangsfrischgewicht reduziert), um einer eventuellen Selbstbeschattung der Algen entgegenzuwirken. Die Verwendung der Wachstumsraten von an bestimmte Temperaturen akklimatisierten Pflanzen liefert ein genaueres Bild des Temperatur-Wachstumsverhaltens als einzelne Wachstumsmessungen über die gesamte Versuchszeit.

In dieser Arbeit wurde daher der Temperaturbedarf für das Wachstum für die Mehrzahl der untersuchten Arten nach der Methode von Bischoff und Wiencke (1993) untersucht. Dabei wurde innerhalb einer Art das Wachstum in den verschiedenen Temperaturen solange verfolgt, bis sich die Wachstumsraten von zumindest zwei aufeinanderfolgenden Intervallen nicht signifikant unterschieden. Bei der Bestimmung der Temperatur-Wachstumsmuster der antarktischen Rotalgen wurde auf das „Ausdünnen“ der Kulturen verzichtet, da sich diese Prozedur bei einigen dieser Arten negativ auf die Wachstumsraten auswirkte. Bei den Versuchsansätzen mit *Acrosiphonia arcta* von den Färöer-Inseln und *Urospora penicilliformis* von Helgoland (sowie die Isolate beider Arten von der König-Georg-Insel, Wiencke und tom Dieck 1990) wurden die Wachstumsraten durch einzelne Wachstumsmessungen über die gesamte Versuchszeit (4 Wochen) berechnet. Dieses ist bei der Diskussion der Ergebnisse zu berücksichtigen.

In den Untersuchungen zur Bestimmung der Temperaturansprüche von Makroalgen wurden eine Vielzahl von experimentellen Ansätzen benutzt. Für

einen Vergleich der Ergebnisse verschiedener Autoren muß dieses berücksichtigt werden. Als Fazit bleibt festzuhalten, daß Literaturdaten nur nach kritischer Prüfung direkt mit den hier dargestellten Ergebnissen vergleichbar sind, daß aber die Daten dieser Arbeit (bis auf wenige Ausnahmen) auf einem identischen Versuchsansatz basieren.

6.2 Temperaturansprüche tropischer Makroalgen aus dem Westpazifik

Heute werden 4 tropische Regionen voneinander unterschieden: die ost- und westatlantische, sowie die ost- und indo-westpazifische tropische Region. Sie stellen die ältesten Lebensräume des Meeres dar. Bei dem Übergang vom Eozän zum Oligozän (vor etwa 35 Mio. Jahren, Tertiär) fiel der Durchschnittswert der tropischen Wassertemperaturen von 27 °C (Frühtertiär und heute) bis auf ungefähr 20 °C ab (Grant-Meckie 1979). Auch während der Vereisungen des Pleistozäns verloren die tropischen Regionen ihren Warmwassercharakter nicht, obwohl sie in ihrer Ausdehnung eingeschränkt waren (CLIMAP 1981, Lüning 1990). Andererseits haben die tropischen Oberflächenisothermen wahrscheinlich seit 700 Mio. Jahren 33 °C nie wesentlich überschritten (Schopf 1980).

Die heutigen Temperaturen des Oberflächenwassers im zentral tropischen Atlantik sind etwas niedriger als im zentral tropischen Pazifik (28-28,5 bzw. 28-30 °C Isothermen, CLIMAP 1981, U.S. Navy Atlas 1981). Daher hätte erwartet werden können, daß sich dieser Unterschied ebenfalls in den USTs einzelner Algenarten beider Ozeane zeigt. Die in dieser Arbeit untersuchten 26 tropischen Algenisolate aus dem Westpazifik zeigen jedoch USTs in dem gleichen Temperaturbereich (32-37 °C, Tabelle 2 in Publ. I) wie sie auch für Makroalgen aus dem tropischen Atlantik gefunden wurden (McLachlan und Bird 1984, Cambridge *et al.* 1987, Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996a, b, Pakker und Breeman 1996, vgl. Tabelle 3 in Publ. I). Dies kann damit zusammenhängen, daß Makroalgen in der geologischen Vergangenheit in beiden Ozeanen höheren Seewassertemperaturen von bis zu 33 °C ausgesetzt waren (vgl. oben). Als weitere Erklärungsmöglichkeit für die heute relativ einheitlichen USTs der tropischen Algen muß in Betracht gezogen werden, daß diese Benthosorganismen bekanntlich die flachen Kontinentalschelfe besiedeln, wo die Temperaturen höher sein können als in den offenen Ozeanen (van den Hoek 1982a, b). Außerdem ist besonders für Makroalgen aus dem Eulittoral zu berücksichti-

gen, daß sie während des Niedrigwassers oftmals erhöhten Temperaturen ausgesetzt sind, wodurch sich die relativ hohen USTs von bis zu 37 °C erklären lassen. Pakker *et al.* (1995) zeigten an karibischen Isolat, daß sublittorale Arten weniger tolerant gegenüber hohen Temperaturen sind als Arten, die im Eulittoral wachsen. Über den Zusammenhang zwischen der Vertikalzonierung und die Toleranz gegenüber hohen Temperaturen kann hier keine eindeutige Aussage gemacht werden, da fast alle Arten, bis auf *Falkbergia hillebrandii* (UST: 33 °C) und *Halymenia maculata* (UST: 34 °C), im Eulittoral (bzw. im Eu- und Sublittoral) wachsen (vgl. Tabelle 2 in Publ. I, Angaben entsprechend der in Tabelle 4 Publ. I aufgeführten Autoren bzw. der auf Hainan gefundenen Zonierung).

Im Gegensatz zu den relativ einheitlichen USTs der hier untersuchten westpazifischen Arten, zeigt sich in Bezug auf ihre LSTs eine große Variationsbreite. 12 der Arten weisen LSTs zwischen 16 und 7 °C auf (*Hypnea musciformis*, *Centroceras clavulatum*, *Falkbergia hillebrandii*, *Gelidiopsis intricata*, *Halymenia maculata*, *Hypnea spinella*, *Hypnea cenomyce*, *Gracilaria changii*, *Dictyopteris repens*, *Laurencia cartilaginea*, *Gelidium pusillum* und *Laurencia changii*, Tabelle 2 in Publ. I). LSTs in diesem Temperaturbereich wurden ebenfalls bei tropisch westatlantischen und amphi-atlantisch (sub-) tropischen Makroalgen, sowie auch bei tropischen Isolat von Arten mit tropisch bis warmtemperierter Verbreitung gefunden (McLachlan und Bird 1984, Cambridge *et al.* 1987, Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996a, Pakker und Breeman 1996). Der Temperaturbedarf für das Wachstum von *Laurencia changii* (LST: 7 °C), *L. cartilaginea* (LST: 8 °C), *Hypnea cenomyce* (LST: 11 °C) und *H. spinella* (LST: 11 °C) läßt sich ebenfalls mit dem von einigen atlantischen Algen der oben genannten Verbreitungsgruppen vergleichen: sie wachsen zwischen 15 und 30 °C mit optimalen Raten bei 25 und 30 °C (Abb. 2-5, Tabelle 3 in Publ. I). Die restlichen 14 untersuchten Arten zeigen LSTs in einem Temperaturbereich zwischen 6 und (<) 1 °C (*Ulva conglobata*, *U. fasciata*, *Padina boryana*, *Dictyosphaeria cavernosa*, *Cladophora* sp., *Boodlea composita*, *Boergesenia forbesii*, *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha compressa*, *E. intestinalis*, *Gracilaria tenuistipitata*, *Monostroma nitidum*, *Struvea* sp. und *Valonia aegagropila*, Tabelle 2 in Publ. I). Die LSTs dieser Arten sind ähnlich denen von atlantischen Algen mit tropisch bis (warm-) temperierter Verbreitung (Yarish *et al.* 1984, Cambridge *et al.* 1984, 1987, 1990, Pakker *et al.* 1994, 1995, 1996b, Pakker und Breeman 1996). Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen

sind wegen der besseren Vergleichbarkeit ebenfalls in Tabelle 3 in Publ. I zusammengefaßt. Während in der vorliegenden Arbeit die Temperaturtoleranzen in fein abgestimmten 1 °C-Schritten ermittelt wurden, wurde diese in den meisten Publikationen in 2, 3 oder sogar 5 °C-Schritten untersucht. Daher bedeutet beispielsweise eine LST zwischen 16 und 18 °C, daß diese Art 18 °C aber nicht 15 °C überlebt.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die untersuchten Arten zwar USTs in einem ähnlichen Temperaturbereich aufweisen, sich aber aufgrund ihrer LSTs zwei Gruppen charakterisieren lassen: eine Gruppe tropisch-stenothermer Arten, die bei Temperaturen um 10 °C absterben, und eine Gruppe tropisch-eurythermer Arten, die noch Temperaturen ≤ 1 °C tolerieren (Abb. 3). Generell wird die Entwicklung von niedrigen LSTs mit der beginnenden Abkühlung der Temperaturen während des Tertiärs in Zusammenhang gebracht (Lüning 1990), und kann als erster Schritt einer Anpassung tropischer Algen an tiefere Temperaturen interpretiert werden. Vor dem ersten Abkühlungssprung im Tertiär (vor ca. 40 Mio. Jahren) existierten nur tropische und warmtemperierte Regionen, denn die Temperaturen an den Küsten der hohen Breiten waren noch um ca. 10-14 °C höher als heute. Weitere Versuche müssen zeigen, bei welchen der Arten sich auch der Temperaturbedarf für das Wachstum in Richtung tieferer Temperaturen erweitert hat, wie es für einige atlantische Algen mit tropisch bis (warm-)temperierter Verbreitung gezeigt wurde (McLachlan und Bird 1984, Yarish *et al.* 1984, Cambridge *et al.* 1984, 1987, 1990, Pakker und Breeman 1996, vgl. Tabelle 3 in Publ. I).

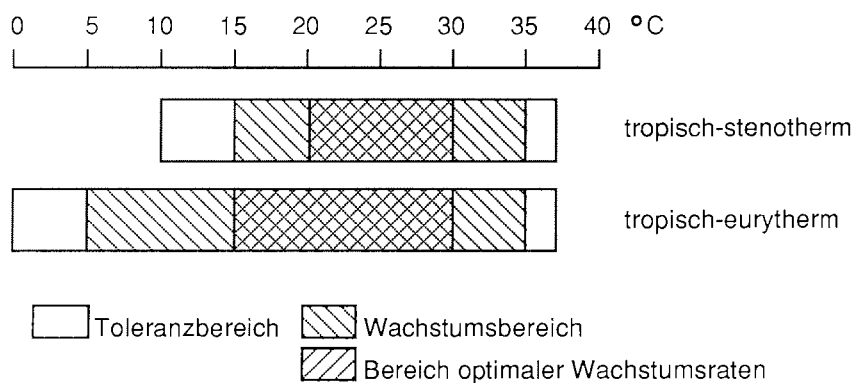


Abb. 3: Temperaturansprüche tropisch-stenothermer und tropisch-eurythermer Arten (vgl. Abb. 8, in der die hier als tropisch-eurytherm bezeichneten Arten als tropisch-temperierte Arten gekennzeichnet sind). Weitere Erklärung siehe Text

Es ist vorstellbar, daß tropisch-eurytherme Arten ein Bindeglied zwischen tropisch-stenothermen und temperierten Algen darstellen. Aus den letzteren könnten sich wiederum die Kaltwasser-Algen abgeleitet haben (vgl. Kap. 6.5). Obwohl aufgrund der paläoklimatischen Bedingungen diese Entwicklungsfolge sehr plausibel erscheint, kann nicht ausgeschlossen werden, daß tropisch-eurytherme Arten auch umgekehrt ein Bindeglied von temperierten hin zu tropisch-stenothermen Algen darstellen könnten. Rezente tropische Algen mit niedrigen LSTs könnten sich demnach auch aus temperierten oder polaren Vorfahren entwickelt haben, die die Fähigkeit hohe tropische Temperaturen zu tolerieren noch nicht verloren oder sekundär wiedererworben haben.

Die Ursache für eine Erniedrigung der LSTs in tropischen Algen oder aber für hohe USTs in temperierten Algen könnte in den Temperaturbedingungen an den Westküsten beider Ozeane liegen. Die sich an die tropischen Regionen nach Norden hin anschließenden temperierten Regionen dieser Küsten sind durch größere jahreszeitliche Schwankungen der Luft- und Wassertemperaturen gekennzeichnet als alle anderen Küsten. Beispielsweise beginnt die kalttemperierte Region an der Westküste Japans etwa bei Kap Inubo, wo die 10 °C Winterisotherme auf die Küste trifft. Aber in diesem Küstengebiet betragen die Sommertemperaturen nicht 15 °C (festgelegte Grenze zwischen warm- und kalttemperierter Region nach Stephenson 1948 in Lüning 1990), sondern 25 bis 28 °C (Lüning 1990). Auf Grund dieser extrem großen Temperaturamplitude der Sommer- und Wintermonate können nur eurytherme Organismen an diesen Küsten leben. In diesen Regionen kommen sowohl tropische wie auch temperierte Arten vor (Lüning 1990). Für tropische Vertreter, die in der Lage sind, bei diesen Sommertemperaturen zu wachsen und sich zu reproduzieren (vgl. Abb. 2-5 und Tabelle 3 in Publ. I), üben die relativ niedrigen Wintertemperaturen einen Selektionsdruck hinsichtlich der Ausbildung niedriger LSTs aus. Umgekehrt besteht an diesen Küsten für temperierte Algen der Selektionsdruck hohe (tropische) Sommertemperaturen tolerieren zu können. Tropische Algen mit niedrigen LSTs können von zwei unterschiedlichen Vorfahren entstanden sein. Wie bereits vorher beschrieben, könnten sich diese tropisch-eurythermen Organismen aus temperierten Algen entwickelt haben. Es ist aber auch vorstellbar, daß stenotherm-tropische Vorfahren existierten. Wenn das der Fall gewesen ist, dann müßte eine Einwanderung stenotherm tropischer Algen und eine Anpassung an die niedrigen Wintertemperaturen in diesen Regionen stattgefunden haben. Dabei würde ein stenotherm-tropischer zu einen eurytherm-

tropischen Organismus. Das rezente Vorkommen eurytherm-tropischer Makroalgen in den Tropen könnte dann über eine Rückwanderung dieser sekundär angepaßten Populationen erklärt werden.

In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß im temperierten Nordwestpazifik weite durch Hartsubstrat charakterisierte Küsten für die Besiedlung von Makroalgen zur Verfügung stehen, während im Nordwestatlantik die Küsten der temperierten Region über lange Strecken durch sandiges Substrat oder ausgedehnte Ästuarie gekennzeichnet sind (Lüning 1990). Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob eine Beziehung zwischen den unterschiedlichen Bedingungen in den tropischen Randgebieten dieser Küsten z. B. mit der Anzahl der rezenten tropischen Algen mit niedrigen LSTs in beiden tropischen Regionen besteht.

Der Temperaturbedarf der einzelnen Algenart bestimmt ihre Verbreitung. Die Grenzen werden durch die oberen und unteren Letaltemperaturen, oder durch den Temperaturbedarf für die Reproduktion und das Wachstum festgelegt. Nach van den Hoek (1982a, b) und Breeman (1988, 1990) werden somit zwei Grenzen voneinander unterschieden: 1. die untere und obere Letalgrenze, die automatisch eine Wachstumsgrenze mit einschließt und 2. eine Wachstums- und/oder Reproduktionsgrenze. Dabei werden polwärtige Arealgrenzen durch niedrige letale Wintertemperaturen oder für das Wachstum und/oder die Reproduktion zu niedrige Sommertemperaturen bestimmt. Äquatorwärtige Verbreitungsgrenzen werden dagegen durch zu hohe letale Sommertemperaturen oder für die Reproduktion und/oder das Wachstum zu hohe Wintertemperaturen festgelegt. Für die Bestimmung dieser geographischen Grenzen werden die Meeresisothermen des Oberflächenwassers, und zwar die des kältesten bzw. wärmsten Monats herangezogen. Die Isothermen berechnen sich aus den Mittelwerten der Oberflächentemperaturen des Meerwassers, und verbinden Orte gleicher Temperatur miteinander. Dabei ist zu beachten, daß die Temperaturen in Küstenbereichen um 1-3 °C, je nach Beschaffenheit und geographischer Lage der Küste, schwanken können (van den Hoek 1982a, b, van den Hoek und Breeman 1989).

Neben der Temperatur können allerdings auch andere Faktoren das Vorkommen einer Art begrenzen. Landmassen und Ozeane können eine Barriere für die Verbreitung darstellen. Aber auch das Fehlen von geeignetem Substrat, wie in der warmgemäßigten nordamerikanischen Carolina-Region oder in Teilen

der Nordsee, wo vor allem Weichböden vorherrschen, können die Ausbreitung einer Art einschränken. Desweiteren können Faktoren wie die Salinität, z.B. ihre Erniedrigung in Ästuaren (Russell 1987), oder zu starker Freßdruck (Russell 1986, Breeman 1988) die Verbreitung einer Art begrenzen. Außerdem können Algenarten, die als Kurz- oder Langtagpflanzen bekannt sind, nur in Gebieten vorkommen, in denen das für sie richtige Lichtregime auftritt (Lüning 1985, 1990).

Laut der zur Verfügung stehenden Literatur befinden sich unter den untersuchten Arten 2 kosmopolitische (*Enteromorpha compressa*, *E. intestinalis* [LSTs: ≤ 1 °C]), 2 tropisch bis kalttemperierte (*Gelidium pusillum* [8 °C], *Centroceras clavulatum* [13 °C]), 15 tropisch bis temperierte und 5 endemisch tropische Arten (vgl. Tabelle 2 und 4 in Publ. I). Von den 15 tropisch bis temperierten Arten werden 8 Arten (*Gelidiopsis intricata* [13 °C], *Hypnea cenomyce* [11 °C], *Laurencia cartilaginea* [8 °C], *Ulva conglobata* [6 °C], *Padina boryana* [5 °C], *Dictyosphaeria cavernosa* [4 °C], *Boodlea composita* [2 °C], *Boergesenia forbesii* [≤ 1 °C]) nur auf Grund der Beschreibung für die japanische Küste (warm- bzw. kalttemperierte Region) in diese Kategorie eingeordnet, wobei keine Angaben zur Verfügung stehen, wie weit sich die jeweilige Verbreitung nach Norden erstreckt. Die restlichen 7 Arten (*Hypnea musciformis* [16 °C], *Falkenbergia hillebrandii* [13 °C], *Dictyopteris repens* [10 °C], *Ulva fasciata* [6 °C], *Cladophora vagabunda*, *Monostroma nitidum*, *Valonia aegagropila* [≤ 1 °C]) werden ebenfalls für Gebiete anderer zumindest warmtemperierter Regionen beschrieben. Bei den Arten, für die nur Verbreitungsangaben aus der tropischen Region zur Verfügung stehen, handelt es sich um *Halymenia maculata* [Sporophyt: 12 °C, Gametophyt: 9 °C], *Hypnea spinella* [11 °C], *Gracilaria changii* [9 °C], *Laurencia changii* [7 °C] und *Gracilaria tenuistipitata* [≤ 1 °C]. Da für die meisten der hier untersuchten Arten der Temperaturbedarf für das Wachstum und die Reproduktion bisher nicht bekannt sind, so daß über die Natur der Arealgrenzen nur spekuliert werden könnte, soll an dieser Stelle auf eine artspezifische phytogeographische Analyse verzichtet werden. Hinzu kommt, daß allgemeine Verbreitungsangaben wie z. B. „Japan“ oder „Brasilien“ eine genaue Analyse sehr erschweren.

Auffällig ist allerdings, daß die nördliche Verbreitungsgrenze von *Hypnea musciformis* im Nordatlantik entlang der 16 °C Sommer- und der 4 °C Winterisotherme (Frankreich, einschließlich der Kanalinseln - Massachusetts) und die von *Gelidium pusillum* entlang der 12 °C Sommer- und der 4 °C Winteriso-

therme (boreales und subarktisches Norwegen) verläuft. *Centroceras clavulatum* wird im Südpazifik für die Campbell-Insel (ca. 52° südliche Breite, 170° östliche Länge) und für die amerikanische Küste bis hin zum 52. Breitengrad beschrieben. Diese Verbreitungsgrenze verläuft entlang der 8 °C Sommer- und der 4 °C Winterisotherme. Die LSTs der Isolate dieser Arten von Hainan können eine so weite Verbreitung in die kaltemperierten Regionen nicht erklären: *H. musciformis* überlebt nur 16 °C, *G. pusillum* nur 8 °C und *C. clavulatum* nur 13 °C (Tabelle 2 und 4 in Publ. I). Der Vergleich der Verbreitungsangaben mit den in dieser Arbeit erzielten Resultate deuten darauf, daß innerhalb dieser Arten unterschiedliche Populationen, die sich hinsichtlich ihrer Temperaturtoleranz unterscheiden, vorkommen. Diese physiologischen Unterschiede werden unter dem Begriff der Ökotypenbildung beschrieben (vgl. Kap. 6.3.1).

Von den 24 untersuchten Arten (ohne *Cladophora* sp. und *Struvea* sp.) kommen 9 nur im (Indo-)Pazifik vor (*Halymenia maculata*, *Dictyopteris repens*, *Gracilaria changii*, *Laurencia changii*, *Laurencia cartilaginea*, *Ulva conglobata*, *Boergesenia forbesii*, *Gracilaria tenuistipitata*, *Monostroma nitidum*). Die restlichen 15 Arten sind ebenfalls im tropischen Atlantik verbreitet (Tabelle 4 in Publ. I). Eine amphiozeanische Verbreitung tropischer Algen läßt sich sicherlich durch das westwärts strömende tropische zirkunglobale Tethysmeer erklären. Diese Strömung wurde erst vor etwa 17 Mio. Jahren mit der Schließung des Seeweges zwischen dem Indischen Ozean und dem Mittelmeer (Meerenge von Suez) und vor 3-4 Mio. Jahren mit der Entstehung der zentralamerikanischen Landbrücke (Panama) unterbrochen. Von diesen 15 haben 10 Arten eine amphiatlantische Verbreitung (*Hypnea musciformis*, *Centroceras clavulatum*, *Hypnea spinella*, *Gelidium pusillum*, *Ulva fasciata*, *Boodlea composita*, *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha compressa*, *E. intestinalis*, *Valonia aegagropila*), 2 Arten werden nur für die atlantische Ostküste (*Padina boryana*, *Hypnea cenomyce*) und 3 Arten nur für die atlantische Westküste beschrieben (*Dictyosphaeria cavernosa*, *Gelidiopsis intricata*, *Falkbergia hillebrandii*). Der Atlantik ist im Gegensatz zum Pazifik, dem alten Superozean, ein relativ junger Ozean, der in der geologischen Vergangenheit noch sehr viel kleiner war als heute, wodurch sich die große Anzahl amphiatlantisch verbreiteter Arten erklären lassen könnte. Von allen untersuchten Arten kommen allerdings nur 8 auch an der ostpazifischen Küste vor (die endemisch tropische Art *Hypnea spinella*, die tropisch-temperierten Algen *Centroceras clavulatum*, *Falkbergia hillebrandii*, *Gelidium pusillum*, *Dictyopteris repens*, *Ulva fasciata* sowie die Kosmopoliten *Enteromorpha*

compressa und *E. intestinalis*), wovon wiederum 7 Arten ebenfalls für die westatlantische Küste beschrieben werden (Tabelle 4 in Publ. I.).

Pakker *et al.* (1995) untersuchten die Temperaturtoleranz von karibischen Algenisolaten und fanden, daß Algen mit einer amphiatlantisch (sub-)tropischen Verbreitung eine signifikant bessere Toleranz gegenüber niedrigen Temperaturen zeigten als Arten, die ausschließlich im tropischen Westatlantik vorkommen. Sie vermuteten, daß rezente tropisch westatlantische Arten vikariante Überbleibsel von kältesensitiven Algen mit einer ehemals amphiatlantischen Verbreitung sind. Die bessere Kältetoleranz von Arten mit einer rezenten amphiatlantisch (sub-)tropischen Verbreitung könnte ihr Überleben an der ostatlantischen Küste während der Glazialzeiten ermöglicht haben. Die Frage, ob bei tropischen Arten des West- und Ostpazifiks ähnliche Beziehungen hinsichtlich der Temperaturtoleranz auftreten, wie sie Pakker *et al.* (1995) für atlantische Arten gefunden haben, muß verneint werden. Unter den hier untersuchten Isolaten aus dem tropischen Westpazifik befinden sich ausgehend von den gefundenen Verbreitungsangaben 5 endemisch (sub-)tropische Arten (*Halymenia maculata*, LST: 12 °C, *Hypnea spinella*, LST: 11 °C, *Gracilaria changii*, LST: 9 °C, *Laurencia changii*, LST: 7 °C, *Gracilaria tenuistipitata*, LST: ≤1 °C, vgl. oben). Von diesen endemisch tropischen Arten wiederum kommt lediglich *Hypnea spinella* auch an der ostpazifischen Küste vor, und es wird keine klare Korrelation zwischen der Sensibilität gegenüber tiefen Temperaturen und dem Vorkommen an der ostpazifischen Küste deutlich. Die tropische Region im Ostpazifik erstreckt sich wie die im Ostatlantik über ein relativ kleines Gebiet (südliches Niederkalifornien bis zum Golf von Guayaquil [Grenze Ecuador-Peru]), und wird ebenfalls durch kalte Meeresströmungen von Norden (Kalifornischer Strom) und Süden (Humboldt- oder Perustrom) eingeengt. Allerdings hatten die Eiszeiten des Pleistozäns aufgrund der schmalen „Nadelöhrverbindung“ zwischen dem arktischen und dem pazifischen Ozean (Beringstraße) sehr viel geringere Auswirkungen auf den tropischen Ostpazifik als auf den tropischen Ostatlantik. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß *H. spinella* ebenfalls an der westatlantischen Küste vorkommt (Tabelle 4 in Publ. I). Daher ist es vorstellbar, daß diese Art vor der Schließung der zentral-amerikanischen Landbrücke (vor etwa 3 Mio. Jahren), auch die ostpazifische Küste besiedeln konnte. Die anderen 4 tropisch endemischen Arten werden nur für den Indo-Westpazifik beschrieben (vgl. oben). Ein Grund für das Fehlen dieser Arten (wie von vielen anderen indo-westpazifischen Arten) an der

ostpazifischen Küste könnte das weite inselarme Meeresgebiet zwischen Polynesien und Amerika sein, das in der geologischen Vergangenheit noch sehr viel größer war als heute, und als „ost-pazifische Barriere“ bekannt ist (Lüning 1990). Es ist allerdings nicht auszuschließen, daß durch die Anwendung der Methode von Pakker *et al.* (1995) [8 wöchige Expositionszeit und das Kriterium des „unverletzten“ Überlebens, vgl. Kap. 6.1], auch bei den hier untersuchten tropischen Arten aus dem Pazifik eine ähnliche Beziehung hinsichtlich der LSTs wie sie bei den atlantischen Arten beschrieben wurde, aufgezeigt werden kann.

Desweiteren ist interessant, daß von den 13 Arten, die an der tropisch westatlantischen Küste vorkommen, nur 7 auch für die ostpazifische Küste beschrieben sind (vgl. oben). Ob die restlichen 6 Arten die tropische westatlantische Küste erst nach der Schließung der zentralamerikanischen Landbrücke erreicht haben, oder ob andere Faktoren für das heutige Fehlen an der ostpazifischen Küste verantwortlich sind, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

6.3. Temperatur-Ökotypen bei arktisch-kalttemperierten und polar-kalttemperiert amphäquatorialen Grünalgen: biogeographische Folgerungen

6.3.1. Temperatur-Ökotypen

Der Begriff „Ökotyp“ geht auf Turesson (1922) zurück. Demnach sind Ökotypen an bestimmte ökologische Faktoren (z. B. Temperatur, Salinität) angepaßte Rassen einer Art. Die spezifischen Anpassungen drücken sich dabei insbesondere in den anatomischen oder physiologischen Merkmalen aus. Wenn eine Art sich geographisch ausbreitet und neue Habitate mit unterschiedlichen Umweltbedingungen, die einen spezifischen Selektionsdruck ausüben, besiedelt, hat sie grundsätzlich 2 Möglichkeiten zu reagieren: sie kann sich durch ihre physiologische Plastizität akklimatisieren oder sich durch eine Ökotypenbildung genetisch adaptieren. Für eine Bildung von Ökotypen, d.h. also die genetisch fixierte Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen innerhalb einer Art, spielt die räumliche Isolation eine wichtige Rolle. Diese Isolation führt in der Regel zu einem reduzierten Genfluß zwischen der Ursprungspopulation und der abgeleiteten Population, und trägt damit zur Stabilisierung und eigenständigen Weiterentwicklung beider Gruppen bei. Die Differenzierung in Ökotypen kann als erster Schritt zur Artbildung angesehen werden. Ein Problem bei dem Nachweis von Ökotypen ist somit die Tatsache, daß es sich bei diesen möglicherweise

bereits um eine oder mehrere neu entstandene Arten handeln könnte. Zur Beantwortung dieser Frage müßten beispielsweise Kreuzungsexperimente durchgeführt werden, da die Definition einer Art eine Fortpflanzungsbarriere beinhaltet.

Innerhalb mariner Makroalgenarten wurden bislang nur wenige ökotypische Variationen hinsichtlich des Temperaturbedarfs für das Wachstum und die Reproduktion sowie der Toleranztemperaturen beschrieben. Bolton (1983) wies für *Ectocarpus siliculosus* (DILLWYN) LYNGBYE, eine kosmopolitische Braunalge, Unterschiede im Temperaturbedarf für das Wachstum und das Überleben zwischen Isolaten aus der arktischen bis hin zur tropischen Region nach. Desweiteren wurden bei einigen tropischen bis temperierten Arten aus dem Nordatlantik, z. B. in den Grünalgen *Cladophora coelothrix* KÜTZING, *C. vagabunda* (L.) VAN DEN HOEK und *Valonia utricularis* (ROTH) C. AGARDH sowie der Rotalge *Wurdemannia miniata* (DUBY) J. FELDMAN & HAMEL Unterschiede im Wachstums- und Überlebensbereich zwischen den jeweiligen Isolaten gefunden (Cambridge *et al.* 1984, 1987, Pakker und Breeman 1996). Bei der Rotalge *Stictosiphonia hookeri* (HARVEY) J.D. HOOKER ET HARVEY wurden unterschiedliche Temperatur-Wachstumsoptima und ULGs zwischen kalttemperierten und temperierten Isolaten aus der Südhemisphäre beschrieben (West *et al.* 1996, Karsten *et al.* 1996). Gerard und du Bois (1988) fanden bei westatlantischen Isolaten der Braunalge *Laminaria saccharina* LAMOUR von einem Standort nahe der südlichen Verbreitungsgrenze eine höhere Temperatur-Wachstumsgrenze als bei Isolaten aus dem zentralen Verbreitungsgebiet. Auch wurden bei westatlantischen Populationen höhere USTs und höhere ULGs als bei ostatlantischen Populationen einiger Arten nachgewiesen (z.B. in der Rotalge *Devaleraea ramentacea* (L.) GUIRY, Novaczek *et al.* 1990, Bischoff und Wiencke 1993, Breeman und Pakker 1994). Insgesamt ist die Anzahl von nachgewiesenen Temperatur-Ökotypen in marinen Makroalgen jedoch gering. Dieses hängt wahrscheinlich mit den relativ wenigen Untersuchungen zu diesem Themenkomplex zusammen. Es ist aber generell auch vorstellbar, daß sich in marinen Makroalgen nur selten Temperatur-Ökotypen ausbilden, da durch die Wasserbewegung (Gezeiten, Strömungen) eine häufige Vermischung (Genfluß) zwischen geographisch entfernten Populationen, besonders entlang ununterbrochener Küstenlinien, ermöglicht wird.

Neben der Temperatur als Faktor zur Entwicklung von Ökotypen ist insbesondere der Salzgehalt von verschiedenen Autoren untersucht worden. So

wurden in marinen Makroalgen ökotypische Variationen in Bezug auf das Überleben, das Wachstum, die Photosynthese und die osmotischen Akklimatisierung in Abhängigkeit zur Salinität nachgewiesen (z.B. Russell 1988, Rietema 1991, Thomas und Kirst 1991, Karsten *et al.* 1993).

In den hier untersuchten Isolaten der amphi-atlantisch arktisch-kalttemperierten Grünalge *Acrosiphonia sonderi* sowie in den amphiäquatorial verbreiteten Grünalgen *Acrosiphonia arcta* und *Urospora penicilliformis* konnten Ökotypen in Bezug auf den Temperaturbedarf für das Wachstum und das Überleben gefunden werden (Publ. II und III). Die Daten sind in Tab. 2 zusammengefaßt dargestellt. Die Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei den hier untersuchten Isolaten bereits um eigenständige Arten handelt, ist äußerst gering. Alle Pflanzen wurden bezüglich morphologischer, anatomischer und entwicklungsbiologischer Merkmale von mehreren Grünalgen-Spezialisten (Prof. G. M. Lokhorst, Prof. P. M. Pedersen, Prof. M. J. Wynne) taxonomisch bestimmt und den 3 Arten zugeordnet.

Die untersuchten Isolate von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* können auf Grund ihrer Temperaturansprüche jeweils in eine mehr eurytherme und eine mehr stenotherme Gruppe eingeteilt werden. *Acrosiphonia sonderi* von Helgoland wächst zwischen 0 und 20 °C mit optimalen Raten bei 15 °C und toleriert 25 °C. Dagegen wachsen die Isolate von Spitzbergen und Grönland nur mit sehr geringen Raten bei 15 °C, zeigen optimale Wachstumsraten bei ≤ 10 °C und überleben nur 22 bis 23 (24) °C bzw. 22 °C (Abb. 10-12, Tabelle 2 in Publ. II). Die kalttemperierten Isolate von *A. arcta* (Friday Harbor, Island, Färöer-Inseln, Helgoland, Halifax, Roscoff, Puerto Williams) können als eurytherme Gruppe zusammengefaßt werden. Sie wachsen mit ähnlich hohen Raten zwischen 0(5) und 15 °C (Friday Harbor, Island, Färöer-Inseln, Helgoland, Abb. 1-4 in Publ. II) oder zeigen optimale Raten bei 10 °C (Halifax, Roscoff, Puerto Williams, Abb. 5-7 in Publ. II). Die meisten der Isolate überleben 22 bis 23 (24) °C und das Isolat von Puerto Williams toleriert 25 °C (Tabelle 2 in Publ. II). Die stenotherme Gruppe bilden das arktische (Disko-Insel) und das antarktische Isolat (König-Georg-Insel). Sie wachsen mit optimalen Raten zwischen 0 und 10 °C bzw. bei 5 °C und zeigen niedrige Raten bei 15 °C (Abb. 8, 9 in Publ. II). Beide Isolate tolerieren 22 °C (Tabelle 2 in Publ. II). Zu der eurythermen Gruppe von *Urospora penicilliformis* gehören fast alle kalttemperierten Isolate: Helgoland, Otago Peninsula, Halifax, Japan und Concepción. Sie wachsen mit ähnlich hohen Raten zwischen 0 und 20 °C

(Helgoland, Otago Peninsula) oder zeigen ein Wachstumsoptimum zwischen 5 und 15 °C (Halifax, Japan, Concepción, Abb. 1 in Publ. III). Diese Isolate tolerieren 25 bis 26 °C (Tabelle 2 in Publ. III). Zu der stenothermen Gruppe gehören das nordostpazifische und die polaren Isolate: San-Juan-Insel, Spitzbergen, Disko-Insel und König-Georg-Insel. Diese Isolate wachsen nur zwischen 0 und 15 °C mit ähnlich hohen Wachstumsraten zwischen 0 und 15 °C (San-Juan-Insel) oder mit optimalen Raten bei 0 bzw. bei 5 °C (Spitzbergen, Disko-Insel, König-Georg-Insel, Abb. 2 in Publ. III). Das antarktische Isolat toleriert 19 °C und die anderen drei 23 bis 24 °C (Tabelle 2 in Publ. III).

Tabelle 2: Temperatur-Ökotypen von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* (weitere Erklärung siehe Text).

	Wachstums- bereich (°C)	optimum (°C)	UST (°C)
<i>Acrosiphonia sonderi</i>			
eurytherm	0-20	15	25
stenotherm	0-15	0-10	22-23
<i>Acrosiphonia arcta</i>			
eurytherm	0-15	0-15	22-25
stenotherm	0-15	0-10	22
<i>Urospora penicilliformis</i>			
eurytherm	0-20	0-20	25-26
stenotherm	0-15	0-5	19-24

Temperatur-Wachstums-Daten müssen immer mit der verwendeten Methode für die Bestimmung des Wachstums in Zusammenhang gesehen werden. Fortes und Lüning (1980) fanden für ein *Acrosiphonia arcta* Isolat von Helgoland einen Wachstumsbereich zwischen 0 und 20 °C und optimale Raten bei 10 °C. In dieser Arbeit konnte *A. arcta* von Helgoland (wie alle anderen Isolate dieser Art) lediglich bis 15 °C wachsen und zeigte optimale Raten zwischen 5 und 15 °C (vgl. oben; Abb. 4 in Publ. II). Die Unterschiede der Ergebnisse beider Studien lassen sich sicherlich durch die von Fortes und Lüning (1980) verwendete sehr kurze Inkubationszeit von nur 24 Stunden erklären. Deswei-

teren ist zu beachten, daß auch innerhalb dieser Arbeit unterschiedliche Methoden für die Bestimmung des Temperaturbedarfs für das Wachstum benutzt wurden, und daher die Ergebnisse nicht immer direkt vergleichbar sind. Die spezifischen Wachstumsraten von *A. arcta* von den Färöer-Inseln (Abb. 3 in Publ. II) und *Urospora penicilliformis* von Helgoland (Abb. 1a in Publ. III) sowie der Isolate beider Arten von der König-Georg-Insel (Wiencke und tom Dieck 1990, hier Abb. 9 in Publ. II, Abb. 2d in Publ. III) wurden über die gesamte Versuchszeit von 4 Wochen berechnet. Dagegen wurden für die Beschreibung des Temperatur-Wachstumsmusters aller anderen hier untersuchten Isolate die Wachstumsraten von Temperatur-akklimatisierten Pflanzen benutzt (vgl. Kap. 6.1). Bei der Anwendung dieser Methode wären für *A. arcta* von den Färöer-Inseln und *U. penicilliformis* von Helgoland sicherlich ausgeprägtere Temperatur-Wachstumsoptima, sowie für die antarktischen Isolate beider Arten höhere bzw. optimale Wachstumsraten bei 0 °C zu erwarten gewesen.

Als letzter Aspekt sei angemerkt, daß es für eine umfassende physiologische Charakterisierung einer Art zwingend notwendig ist, möglichst viele Isolate von verschiedenen Standorten zu untersuchen, wie die hier dargestellten Temperatur-Ökotypen verdeutlichen.

6.3.2 Temperaturadaptation an tiefe Temperaturen in Beziehung zur regionalen klimatischen Geschichte

Die antarktische Region ist durch eine sehr lange Kaltwasser-Geschichte charakterisiert, mit einem ersten Höhepunkt der Vereisung vor ungefähr 14 Mio. Jahren (Crame 1993), während im Nordpolarmeer die Entwicklung einer großräumigen Vergletscherung nicht vor etwa 2,5-3 Mio. Jahren begann (Flohn 1984, Crowley und North 1991). Es ist daher verständlich, daß der niedrigste Temperaturbedarf für das Wachstum und das Überleben bisher bei Algenarten der Südhemisphäre, besonders bei sublittoralen endemisch antarktischen und einigen antarktisch-kalttemperierten Arten gefunden wurde (Delépine und Asensi 1976, Ohno 1984, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990). Dagegen zeigen endemisch arktische und arktisch-kalttemperierte Arten eine weniger starke Adaptation an tiefe Temperaturen (z.B. Novaczek *et al.* 1990, tom Dieck 1992, Bischoff und Wiencke 1993). Bei Makroalgen scheint der Grad einer Anpassung an tiefe Temperaturen von der Dauer des Kontaktes mit tiefen Temperaturen abhängig zu sein und sich in mehreren Schritten zu vollziehen (Publ. V): die ersten Schritte

sind die Erweiterungen der Überlebens-, Wachstums- und Reproduktionsbereiche in Richtung tiefer Temperaturen, sowie die Zunahme der Wachstumsraten bei tiefen Temperaturen. Dieses kann sich in einem Zeitraum von 3 Mio. Jahren entwickeln, wie es viele Arten aus der Nordhemisphäre, die seit dieser Zeit tiefen Temperaturen ausgesetzt sind, zeigen. Der letzte Schritt ist der Verlust der Fähigkeit, hohe Temperaturen zu überleben. Dieses wurde ebenfalls bei einigen arktischen Arten gefunden (Novaczek *et al.* 1990, tom Dieck 1992, Bischoff und Wiencke 1993). Allerdings scheint für eine starke Reduzierung der Wachstums- und Reproduktionsbereiche, sowie für eine sehr starke Absenkung der USTs, wie es endemisch antarktische und einige antarktisch-kalttemperierte Arten aufweisen, ein sehr viel längerer Zeitraum notwendig zu sein (vgl. auch Kap. 6.4.1 und 6.5).

Die Schritte der Anpassung an tiefe Temperaturen konnten in dieser Arbeit ebenfalls innerhalb der eulittoralen Grünalgen *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis*, wenn auch nicht so stark ausgeprägt wie bei den oben diskutierten sublittoralen Arten, gefunden werden. In Abb. 4 ist dieses exemplarisch für *U. penicilliformis* dargestellt. Die polaren Isolate dieser drei Arten weisen im Vergleich zu den jeweiligen kalttemperierten Isolaten eine stärkere Anpassung an tiefe Temperaturen auf: sie zeigen eine Verschiebung der Wachstumsoptima hin zu tiefen Temperaturen sowie teilweise eine Absenkung der oberen Temperatur-Wachstumsgrenzen: *Acrosiphonia sonderi* von Helgoland wächst zwischen 0 und 20 °C mit optimalen Raten bei 15 °C, während die arktischen Isolate von Spitzbergen und Grönland nur mit sehr geringen Raten bei 15 °C wachsen können und optimale Wachstumsraten bei 0 bis 10 °C zeigen (Abb. 10-12 in Publ. II). Während die Isolate von *A. arcta* aus den kalttemperierten Regionen beider Hemisphären mit optimalen bzw. sehr hohen Wachstumsraten bei 15 °C wachsen, zeigen das arktische und das antarktische Isolat hohe Wachstumsraten zwischen 0 und 10 °C und sehr niedrige Raten bei 15 °C (Abb. 1-9 in Publ. II). Die Isolate von *Urospora penicilliformis* aus den kalttemperierten Regionen beider Hemisphären wachsen zwischen 0 und (15)20 °C und erreichen optimale Wachstumsraten bei (0)5 bis 15(20) °C, während die polaren Isolate nur zwischen 0 und 15 °C wachsen und optimale Raten bei 0 bzw. 5 °C zeigen (Abb. 1, 2 in Publ. III). Desweiteren weisen die polaren Isolate ebenfalls eine Absenkung der USTs (Tabellen 2 in Publ. II und III) auf: *A. sonderi* von Helgoland toleriert 25 °C, während die arktischen Isolate 22 bis 23(24) °C tolerieren. Das Isolat von *A. arcta* aus der kalttemperierten

Region Südamerikas toleriert 25 °C, während das antarktische Isolat nur 22 °C toleriert. Hier ist interessant, daß das antarktische und das arktische sowie die kalttemperierten Isolate der Nordhemisphäre ähnliche USTs (22-23[24] °C) aufweisen. Die kalttemperierten Isolate von *U. penicilliformis* aus beiden Hemisphären tolerieren (24)25 bis 26 °C, während die arktischen Isolate von Grönland und Spitzbergen 23(-24) °C überleben und das antarktische Isolat nur 19 °C toleriert.

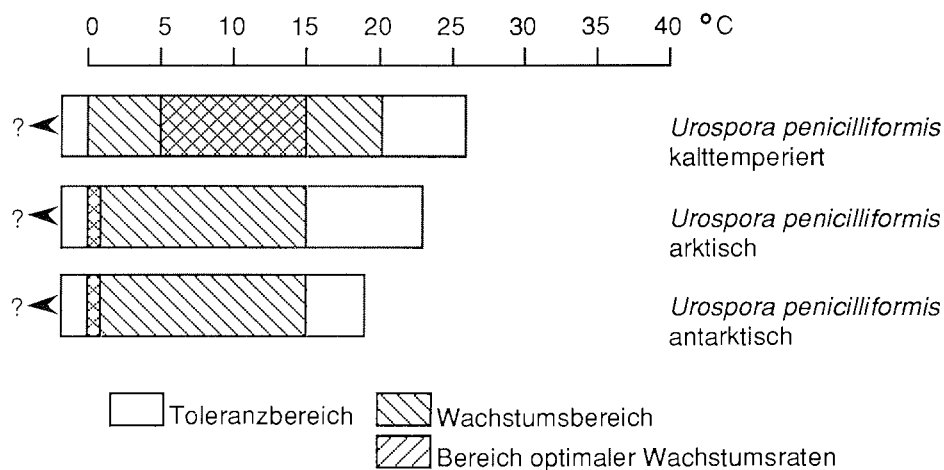


Abb. 4: Temperaturansprüche von *Urospora penicilliformis* aus unterschiedlichen geographischen Regionen. Weitere Erklärung siehe Text

Diese Ergebnisse unterstützen die oben genannte Hypothese, daß der Grad einer Anpassung an tiefe Temperaturen von der Expositionszeit gegenüber tiefen Temperaturen abhängig ist. Ein relativ kurzer Zeitraum von höchstens 3 Mio. Jahren kann für eine Veränderung der Temperatur-Wachstumsoptima und oberen -Wachstumsgrenzen sowie für eine gewisse Absenkung der USTs ausreichend sein wie es die arktischen Isolate von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* zeigen. Für eine stärkere Reduzierung der UST scheint dagegen ein längerer Kontakt mit tiefen Temperaturen notwendig zu sein: das antarktische Isolat von *U. penicilliformis* überlebt nur 19 °C, während die arktischen Isolate noch 23 (24) °C tolerieren. Da das antarktische und das arktische Isolat von *A. arcta* gleiche USTs aufweisen, kann vermutet werden, daß *U. penicilliformis* auf Grund der stark abgesenkten UST des antarktischen Isolates, einen früheren Kontakt mit den tiefen Temperaturen der Antarktis als *A. arcta* hatte.

In diesem Zusammenhang ist es auffällig, daß das südchilenische Isolat von *Acrosiphonia arcta* eine höhere UST als die kalttemperierten Isolate der Nordhemisphäre aufweist, obwohl diese Region über einen längeren Zeitraum durch tiefe Wassertemperaturen gekennzeichnet ist (vgl. oben). Die südamerikanische Westküste ist durch den von Süden nach Norden fließenden kalten Humboldt- (oder Peru-) Strom, aber auch durch eine unregelmäßige südwärts gerichtete Ausbreitung von warmen Wassermassen, charakterisiert (El Niño-Effekt). Während des letzten sehr strengen El Niño Ereignisses in den Jahren 1982-83 lag z.B. die Temperatur des Oberflächenwassers vor der peruanischen Küste im Sommer bei 31 °C, was einer positiven Temperaturanomalie von bis zu mehr als 10 °C über dem langjährigen Mittelwert entspricht. Dieses El Niño Ereignis hatte starke Temperaturveränderungen bis hin zum 23. Breitengrad (Antofagasta, Chile) zur Folge und führte zu dramatischen Veränderungen in der Zusammensetzung der regionalen Flora und Fauna. Unter anderem konnten sich tropische Organismen ausbreiten, während temperierte Arten nach Süden gedrängt wurden (z. B. Arntz 1986, Arntz *et al.* 1991). An den nördlichen Verbreitungsgrenzen temperierter Arten dieser Region können daher hohe USTs während solcher El Niño Bedingungen einen Konkurrenzvorteil darstellen (Peters und Breeman 1993). Eine Erklärung für die hohe UST des *A. arcta* Isolates von der Südspitze Südamerikas könnte somit sein, daß in diese Region erst „kürzlich“ Populationen von mehr nördlich gelegenen (wärmeren) Standorten dieser Küste zugewandert sind.

6.3.3 Geographische Grenzen und saisonales Auftreten

Im Folgenden werden die beschriebenen Temperaturansprüche der Arten in Zusammenhang mit ihrer geographischen Verbreitung diskutiert. Es ist zu beachten, daß für einige Regionen nur wenige phytogeographische Daten aus der Literatur vorliegen. Die Verbreitung von polaren und temperierten Arten zum Äquator hin wird nach van den Hoek (1982a, b) und Breeman (1988, 1990) durch zu hohe letale Sommertemperaturen oder für die Reproduktion und/oder das Wachstum zu hohe Wintertemperaturen festgelegt (vgl. auch Kap. 6.2).

Acrosiphonia sonderi kommt an beiden Küsten des Nordatlantiks vor, fehlt aber in der kanadischen Arktis völlig, was jedoch auf lückenhafte Verbreitungsangaben zurückzuführen sein könnte. Die südliche Verbreitungsgrenze an der amerikanischen Küste verläuft entlang der 20 °C Sommerisotherme (20° S,

Abb. 14 in Publ. II). Die USTs der untersuchten Isolate (22-24 oder 25 °C, Tabelle 2 in Pub. II) deuten darauf, daß es sich dabei um eine Letalgrenze handelt. Die südliche Verbreitungsgrenze an der europäischen Küste verläuft entlang der 8 °C Winterisotherme (8° W, Abb. 14 in Publ. II) und ist wahrscheinlich durch den Temperaturbedarf für die Bildung von asexuellen Verbreitungsstadien bestimmt. Die Sporulation der zweigeißeligen Zoosporen wurde bei dem Isolat von der Disko-Insel nur bei Temperaturen ≤ 10 °C beobachtet (Bischoff und Wiencke 1993).

Im Nordatlantik verläuft die südliche Verbreitungsgrenze von *Acrosiphonia arcta* an der amerikanischen Küste (NW Atlantik) entlang der 22° S Isotherme und an der europäischen Küste (NO Atlantik) entlang der 14° W Isotherme. Die südlichen Verbreitungsgrenzen im Nordpazifik verlaufen an der asiatischen Küste (NW Pazifik) entlang der 26° S Isotherme und an der amerikanischen Küste (NO Pazifik) entlang der 12° W Isotherme (Abb. 13 in Publ. II). Da die Isolate aus der Nordhemisphäre 22-23 °C tolerieren (Tabelle 2 in Publ. II), wird die südliche Verbreitung an den Westküsten der Ozeane sicherlich durch eine Letalgrenze bestimmt. Werden Temperaturschwankungen von 1-3 °C, die nach van den Hoek (1982a, b) an den Küsten auftreten können, einbezogen, könnte dieses in den Gebieten mit hohen Sommertemperaturen auf ein saisonales Auftreten dieser Art hinweisen. Zusätzlich muß berücksichtigt werden, daß *A. arcta* im mittleren bzw. tiefen Eulittoral wächst (Burrows 1991), wo sich zumindestens während des Niedrigwassers die Temperaturen noch stärker von den ozeanischen Temperaturen unterscheiden können. Ein saisonales Auftreten ist besonders in den Regionen nahe der südlichen Grenze im NW Pazifik (26° S) zu erwarten. Diese Grenze basiert allerdings nur auf einer einzigen Literaturangabe (Tseng 1983), wobei es sich dabei nach Dr. K. Miyaji (pers. Mitteilung) um eine Fehlbestimmung handeln könnte. Die Verbreitungsgrenzen an den Ostküsten der Ozeane (12-14° W) lassen sich durch den Temperaturbedarf für das Wachstum erklären. Die kalttemperierten Isolate der Nordhemisphäre weisen relativ hohe Wachstumsraten bei 15 °C auf, sind aber nicht in der Lage bei 20 °C zu wachsen, und das arktische Isolat zeigt bereits bei 15 °C sehr geringe Wachstumsraten (Abb. 1-6, 8 in Publ. II). Van den Hoek (1982b) erklärte die Verbreitungsgrenze an der nordostatlantischen Küste durch den Temperaturbedarf für die Reproduktion. Daher könnte die Verbreitung von *A. arcta* an den Ostküsten der Ozeane durch eine Wachstums- und/oder Reproduktionsgrenze limitiert sein.

In der Südhemisphäre ist nach heutigem Wissensstand das Vorkommen von *A. arcta* in beiden Ozeanen durch die 10° S und durch die 6° W Isotherme nach Norden hin begrenzt (Abb. 13 in Publ. II). Der Temperaturbedarf für das Wachstum und das Überleben des antarktischen wie auch des südchilenischen Isolates können diese geographischen Grenzen nicht erklären. Da beide Isolate zwischen 0 und 15 °C wachsen können und USTs von 22 °C bzw. 25 °C aufweisen (Abb. 7, 9, Tabelle 2 in Publ. II), kann angenommen werden, daß diese Art auch weiter nördlich vorkommt.

Die südliche Verbreitung von *Urospora penicilliformis* verläuft auf der Nordhemisphäre entlang der 26° S und der 16° W Isothermen (Abb. 3 in Publ. III). Die kalttemperierten Isolate aus der Nordhemisphäre wachsen zwischen 0 und (15)20 °C und tolerieren 25 bis 26 °C (Abb. 1a, c, d, 2a, Tabelle 2 in Publ. III). Kornmann (1966) beschreibt für ein Isolat von Helgoland eine Fertilisierung bei 15 °C. An den Ostküsten der Ozeane wird die Verbreitung durch die 16° W Isotherme beschrieben und die experimentellen Ergebnisse lassen auf eine Wachstums- und/oder Reproduktionsgrenze schließen. Im W Atlantik und W Pazifik, wo beide Isothermen fast an der gleichen geographischen Position auf die Küsten treffen, können sowohl der Temperaturbedarf für das Wachstum und die Reproduktion als auch die UST limitierend sein. An den südlichen Verbreitungsgrenzen der ozeanischen Westküsten fehlt ein sicherer Puffer von 1-3 °C (van den Hoek 1982a, b) zwischen der oberen Überlebensgrenze und der Temperatur des wärmsten Monats, weshalb sich in diesen Regionen ein nur saisonales Vorkommen von *U. penicilliformis* vermuten läßt. Desweiteren muß berücksichtigt werden, daß diese Art im oberen und mittleren Eulittoral wächst (Kornmann und Sahling 1983, Burrows 1991), und zumindest während des Niedrigwassers kurzfristig höheren Temperaturen ausgesetzt sein kann.

In der südlichen Hemisphäre verlaufen die nördlichen Verbreitungsgrenzen entlang der 16° S und der 12° W Isothermen (Abb. 3 in Publ. III). Diese Grenzen können mit den experimentellen Daten dieser Arbeit nicht erklärt werden. Die kalttemperierten Isolate aus der Südhemisphäre wachsen zwischen 0 und 20 °C und überleben 26 °C (Abb. 1b, e, Tabelle 2 in Publ. III), weshalb vermutet werden kann, daß *U. penicilliformis* ebenfalls weiter nördlich vorkommt. Generell kann es für eine umfassende Interpretation der geographischen Grenzen dieser Art wichtig sein, ebenfalls den Temperaturbedarf des mikroskopisch kleinen *Codiolum*-Stadiums von *U. penicilliformis* miteinzubeziehen. Hierüber liegen allerdings keine Daten vor.

Aus Feldbeobachtungen ist bekannt, daß die Arten eine unterschiedliche saisonale Entwicklung an verschiedenen Standorten zeigen. Um zu prüfen, inwieweit sich die experimentell gefundenen Wachstumsdaten der jeweiligen Isolate mit der saisonalen Entwicklung in Verbindung bringen lassen, wurde der potentielle monatliche Biomassezuwachs der Algenisolate in den durchschnittlichen Monatstemperaturen der Wasseroberfläche ihres Isolationsortes berechnet und als Prozent des höchstmöglichen monatlichen Zuwachses (Temperatur-Wachstumsoptimum) ausgedrückt (= monatlicher Ertrag).

Die Isolate aus dem zentralen Verbreitungsgebiet der Nordhemisphäre von *Acrosiphonia sonderi* (Helgoland) und *A. arcta* (Friday Harbor, Island, Färöer-Inseln) zeigen eine Zunahme des potentiellen Ertrages im Sommer (Juni/ Juli bis September/Oktober, Tabelle 3 in Publ. II). Dieses gilt ebenfalls für das südchilenische Isolat von *A. arcta* (Dezember bis März, Tabelle 3 in Publ. II). Bei *A. arcta* von den Färöer-Inseln ist zu beachten, daß die Wachstumsraten mit Hilfe einer ungenaueren Meßmethode bestimmt wurden (vgl. Kap. 6.3.1), und daß das so gefundene breite Wachstumsoptimum (0 bis 15 °C , Abb. 3 in Publ. II) einen noch deutlicheren Anstieg des potentiellen Ertrages im Sommer überdecken könnte. Im Gegensatz dazu, kann eine Abnahme des sommerlichen Ertrages (August oder Juli bis September) bei Isolaten von *A. arcta*, die von Standorten nahe der südlichen Verbreitungsgrenze stammen, festgestellt werden (Halifax, Roscoff, Helgoland, Abb. 13 in Publ. II). Dieses steht im Einklang mit Feldbeobachtungen über die saisonale Entwicklung von *A. arcta* auf Helgoland und der Britischen Insel. Die aufrechten Thalli von *A. arcta* erscheinen im zeitigen Frühjahr an diesen Standorten und können bis hin zum August gefunden werden; *A. arcta* überdauert den Winter als ein kriechendes rhizoidales System (Kornmann und Sahling 1983, Burrows 1991). Im Frühjahr, wenn die Temperaturen ansteigen, beginnen die jungen, aufrechten Thalli zu wachsen. Dieser Typ von saisonaler Entwicklung ist sicherlich charakteristisch für Populationen aus dem südlichen Verbreitungsgebiet. Der Grund für das Fehlen der aufrechten Thalli ab August ist unzweifelhaft die für das Wachstum zu hohe Temperatur. Dieses wird in der Abnahme des berechneten Sommerertrages zwischen Juli und September für *A. arcta* von Helgoland und der anderen Standorte in der Nähe der südlichen Verbreitungsgrenze offensichtlich. Burrows (1991) vermutet, daß in Populationen des zentralen Verbreitungsgebietes die Wachstumsaison sehr viel länger andauert, was durch die kalkulierte Zunahme des sommerlichen Ertrages der Isolate von Friday Harbor, Island, den Färöer-Inseln und Puerto

Williams bestätigt werden kann. Das Helgoländer Isolat von *A. sonderi* zeigt ebenfalls eine Zunahme des Ertrages im Sommer. Dieses ist überraschend, da dieser Standort in der Nähe der südlichen Verbreitungsgrenze liegt (Abb. 14 in Publ. II). Allerdings wird diese Grenze wahrscheinlich durch den relativ niedrigen Temperaturbedarf für die Bildung asexueller Fortpflanzungsstadien bestimmt (vgl. oben).

Das Isolat von *Urospora penicilliformis* von Otago Peninsula weist ebenfalls eine sommerliche Zunahme des potentiellen Ertrages (Dezember bis März, Tabelle 3 in Publ. III) auf. Dieses zeigt sich auch für das Isolat von Helgoland, obwohl dieses Ergebnis auf eine ungenauere Methode zur Bestimmung der Wachstumsraten beruht (vgl. *A. arcta* Färöer-Inseln). Dennoch zeigt sich die für Isolate aus dem zentralen Verbreitungsgebiet typische Zunahme des potentiellen Ertrages im Sommer (Juni/July bis September/Okttober), während die Isolate, die von Standorten nahe der südlichen Verbreitungsgrenze stammen (Halifax, San-Juan-Insel, Japan, Abb. 3 in Publ. III) eine Abnahme des Ertrages im Sommer (July/August bis Oktober) aufweisen. Dieses aus den experimentellen Daten abgeleitete saisonale Wachstumsmuster läßt sich wie bei *A. arcta* ebenfalls mit Feldbeobachtungen in Verbindung bringen: in den südlichen Randgebieten des Verbreitungsareals ist die Wachstumssaison auf einen oder nur wenige Monate im Jahr eingeschränkt. In Japan wurde diese Art nur im Frühjahr (Burrows 1991) und in Portugal nur im März gefunden (Burrows 1991), was sicherlich mit den für das Wachstum zu hohen Sommertemperaturen an diesen Standorten zusammenhängt. Die Wachstumssaison ist an Standorten des zentralen Verbreitungsgebietes sehr viel ausgedehnter. An den Küsten der Britischen Insel kann diese Art im Winter, Frühjahr sowie teilweise auch im Sommer gefunden werden (Burrows 1991). Auf Helgoland tritt sie von Dezember bis August (Kornmann 1966, Kornmann und Sahling 1983) und an der nordkanadischen Küste während des Frühjahrs und des Sommers auf (Burrows 1991). Obwohl das Isolat von Concepción eine Abnahme des sommerlichen Ertrages zeigt, wird es hier zu den Isolaten aus dem zentralen Verbreitungsgebiet gezählt, da sich die Abnahme auf nur 2 Monate (Januar/ Februar, Tabelle 3 in Publ. III) beschränkt. Auf Grund des Temperaturbedarfs für das Wachstum und das Überleben dieses Isolates kann angenommen werden, daß *U. penicilliformis* auch an weiter nördlich gelegenden Standorten vorkommt (vgl. oben), wo das saisonale Muster vermutlich stärker in Erscheinung tritt.

In den polaren Regionen sind die Küsten im Winter von Meereis bedeckt, wodurch das Wachstum der Arten auf die Frühjahrs- und Sommermonate eingeschränkt ist. Die Isolate von *Acrosiphonia sonderi* und *A. arcta* von der Disko-Insel, sowie die Isolate von *Urospora penicilliformis* von der Disko-Insel und Spitzbergen sind aufgrund ihrer Wachstumsoptima bei 0 °C in der Lage, sobald das Eis aufbricht, sehr effektiv zu wachsen. Die Abnahme des potentiellen Ertrages in den Sommermonaten (Juni/July bis September, Tabelle 3 in Publ. II und III) zeigt, daß sich diese Isolate sehr gut an die tiefen Frühjahrstemperaturen ihre Standorte angepaßt haben. Dagegen zeigen *A. sonderi* von Spitzbergen und die Isolate von *A. arcta* und *U. penicilliformis* von der König-Georg-Insel während der eisfreien Monate ähnlich hohe potentielle Erträge mit einer leichten Zunahme (im Gegensatz zu einer Abnahme) im Sommer. Dieses könnte ein Hinweis darauf sein, daß diese Isolate erst über einen relativ kurzen Zeitraum tiefen Temperaturen ausgesetzt waren und möglicherweise vor nicht allzu langer Zeit von Populationen niedrigerer Breitengrade in die polaren Regionen eingewandert sind. Allerdings ist, wie bereits vorher erwähnt, hierbei zu beachten, daß die den Berechnungen zugrundeliegenden Wachstumsraten von *A. arcta* und *U. penicilliformis* von der König-Georg-Insel mit einer weniger genauen Untersuchungsmethode erfaßt wurden. Wenn diese Messungen mit der gleichen Methode durchgeführt worden wären, wie sie z. B. für die arktischen Isolate dieser Arten benutzt wurde, ist zu erwarten, daß sie ebenfalls ein ähnliches saisonales Muster wie diese aufweisen (vgl. Kap. 6.3.1).

Generell muß hier berücksichtigt werden, daß es sich bei den monatlichen potentiellen Erträgen nur um grobe Abschätzungen handelt, da diese Kalkulationen lediglich auf monatliche Änderungen der Temperatur (entsprechend der Meeresisothermen) basieren. Änderungen des Lichtregimes wurden nicht berücksichtigt. In Gebieten der hohen Breitengraden ändert sich z.B. die Tageslänge über das Jahr sehr stark, so daß die potentiellen Erträge trotz konstanter Temperatur erheblich variieren könnten. Desweiteren wachsen diese Arten im Eulittoral, wo häufig bis zu 40-fach höhere Photonenfluenzraten als bei den hier durchgeführten Experimenten (vgl. Kap. 3), auftreten. Dieses könnte zu einer Limitierung (Photoinhibition) und damit verbundenen Wachstumshemmung führen. Auch darf eine mögliche Austrocknung während des Niedrigwassers nicht vernachlässigt werden. In zukünftigen Untersuchungen sollten diese Aspekte mit einbezogen werden.

6.3.4 Mögliche Wanderwege und Entwicklungsgebiete

Neben nur auf einer Halbkugel verbreiteten Algentaxa gibt es einzelne amphäquatorial verbreitete Arten, die in beiden Hemisphären vorkommen, aber in den Tropen fehlen. Zu diesen Arten gehören z.B. neben *Desmarestia viridis* / *D. confervoides* auch *Acrosiphonia arcta* und *Urospora penicilliformis*. Amphäquatorial verbreitete Arten können sich frühzeitig (im Tertiär) von einem tropischen Entstehungszentrum in beiden Hemisphären ausgebreitet haben, und erst später in der tropischen Ursprungsregion ausgestorben sein. Hierfür liegen jedoch keine unterstützenden Hinweise, z.B. fossile Funde, vor. Eine alternative Erklärungsmöglichkeit ist, daß diese Organismen sich in den temperierten Regionen einer der beiden Hemisphären entwickelt und die tropische Region während Glazialperioden überquert haben, und quasi sekundär die gegenüberliegende Hemisphäre besiedelten (van den Hoek 1982a, b, Lüning 1990). Dabei wäre die Passage über den Äquator während der Temperaturerniedrigung und daraus resultierender Verengung der tropischen Region im Tertiär (vor 10-15 Mio. Jahren) oder während der Eiszeiten des Pleistozäns (vor ca. 2 Mio. - 18 000 Jahren) möglich gewesen.

Molekularbiologische Untersuchungen von sich schnell verändernden Transkriptionsfreiräumen der ribosomalen DNA zeigten fast identische Sequenzen in Isolaten von *D. viridis* / *D. confervoides* und *Acrosiphonia arcta* aus beiden Hemisphären. In 2 Isolaten von *D. viridis* aus der Nordhemisphäre und 3 Isolaten von *D. confervoides* aus der Südhemisphäre unterschied sich von 1073 Nucleotidpositionen lediglich 1 Basenpaar. In Isolaten von *A. arcta* aus beiden Hemisphären unterschieden sich 17 von 626 Nukleotiden. Diese Ergebnisse deuten darauf, daß sich die Arten in einer der Hemisphären entwickelt haben, und daß die disjunkte Verbreitung beider Arten in einem nicht so lang zurückliegenden geologischen Zeitraum entstand, möglicherweise erst während des Höhepunktes der letzten pleistozänen Vereisung vor ca. 18 000 Jahren (van Oppen *et al.* 1993). Die in dieser Arbeit gefundenen relativ geringen Unterschiede in den USTs der kalttemperierten Isolate beider Hemisphären von *A. arcta* (22-23[25] °C) und *Urospora penicilliformis* (25-26 °C) deuten ebenfalls eher darauf, daß sich die Arten in einer der Hemisphären entwickelt und die tropische Region während einer der Eiszeiten des Pleistozäns überquert haben, wodurch sie dann die andere Hemisphäre besiedeln konnten. Ähnlich geringe Unterschiede hinsichtlich der USTs wurden auch in einigen filamentösen Algen bzw. Mikrothalli von amphäquatorialen Braunalgen (darunter auch *D. viridis* /

D. confervoides) aus den kalttemperierten Regionen beider Hemisphären gefunden (Peters und Breeman 1992, tom Dieck 1993, Bischoff und Wiencke unveröffentlichte Daten). Die Ergebnisse dieser Autoren, wie auch die in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Daten widerlegen eine Hypothese von van den Hoek *et al.* (1990), welche für amphitropikal kalttemperierte Arten (*D. viridis* / *D. confervoides*) annahm, daß die Wanderungen über den tropischen Gürtel wahrscheinlich lange vor den Glazialzeiten des Pleistozäns stattgefunden haben.

Die Rekonstruktion der Temperaturen während des Höhepunktes der letzten pleistozänen Eiszeit ergab, daß die Temperaturen des Oberflächenwassers in den kältesten tropischen Regionen im Sommer etwa bei 26-27 °C und im Winter etwa bei 23-25 °C lagen (CLIMAP 1981). Aufgrund der USTs von *A. arcta* und *U. penicilliformis* wäre es demnach beiden Arten möglich gewesen, die tropische Region während der letzten Eiszeit zu überqueren. Wachsen (und sich reproduzieren) konnten diese Algen bei den glazialen tropischen Temperaturen jedoch nicht. Beide Arten zeigen obere Wachstumsgrenzen bei 15 bzw. 20 °C (Abb. 1-9 in Publ. II, Abb. 1, 2 in Publ. III). Untersuchungen an Mikrothalli von kalttemperierten amphitropikal verbreiteten Braunalgen bzw. Artenpaaren [*Desmarestia ligulata* (LIGHTFOOT) LAMOUROUX, *D. firma* (C. AGARDH) SKOTTSBERG / *D. munda* SETCHELL ET GARDNER, *D. viridis* / *D. confervoides*, *Dictyosiphon foeniculaceus* GREVILLE / *Dictyosiphon hirsutus* (SKOTTSBERG) PEDERSEN und *Macrocystis pyrifera* (L.) C. AGARDH] zeigten ebenfalls, daß für diese Pflanzen aufgrund ihrer USTs (25-28,5 °C) eine Überquerung der tropischen Region während der letzten pleistozänen Eiszeit im Oberflächenwasser prinzipiell möglich gewesen wäre (Peters und Breeman 1992, tom Dieck 1993, Bischoff und Wiencke unveröffentlichte Daten). Für die sexuelle Reproduktion, die für das Etablieren einer Population an einem Standort notwendig ist, hätten die Temperaturen in der tropischen Region jedoch auf 20 °C (*D. firma*) bzw. auf ≤15 °C (für die anderen Arten) absinken müssen (Peters und Breeman 1992, 1993). Da dieses nicht der Fall war, hat wahrscheinlich eine sprunghafte Überquerung der tropischen Region, z.B. festsitzend auf schwimmfähigem oder treibendem Substrat, im Gegensatz zu einer graduellen Ausbreitung während glazialer Temperaturerniedrigungen mit anschließender Aufsplittung der Populationen in wärmeren Epochen, stattgefunden. Als Transportmittel kommen schwimmende Tiere (Wale, Seehunde, Pinguine) oder treibende Substrate wie Algen (z.B. *Sargassum*), Holz oder Kork in Frage. Ein starker Hinweis auf solch

einen Langstreckentransport bei marinen Makroalgen, liefert z.B. das Vorkommen bestimmter Algenarten auf ozeanischen Vulkaninseln, die geologisch relativ jung sind (z.B. die ältesten Hawaii-Inseln 5 Mio. Jahre) und außerdem niemals mit kontinentalen Landmassen in Verbindung standen (van den Hoek 1987). Ein solcher Langstreckentransport wird sicherlich durch eine starke Schattenadaptation der Algen, wie es bei einigen der oben genannten Taxa gefunden wurde, unterstützt. Beispielsweise zeigte tom Dieck (1993), daß *Laminariales* Gametophyten in der Lage sind 18 Monate Dunkelheit zu überleben.

Über die Entstehungsgebiete von *Acrosiphonia arcta* und *Urospora penicilliformis* lassen die vorhandenen Daten sicherlich nur Spekulationen zu. Dennoch deuten die Resultate für beide Arten auf eine Entstehung in der Südhemisphäre. Innerhalb der untersuchten Isolate von *A. arcta* weist das südchilenische Isolat die höchste UST (25 °C) auf, womit eine Überquerung der tropischen Region während der letzten Glazialzeit am leichtesten gewesen wäre. Von allen untersuchten Isolaten von *U. penicilliformis* zeigt das antarktische Isolat die am stärksten erniedrigte UST, was einen frühen Kontakt mit dem antarktischen Kaltwasserregime vermuten läßt (vgl. Kap. 6.3.2), und ebenfalls auf einen Ursprung dieser Art in der Südhemisphäre deuten könnte. Die Wanderung über den Äquator in die andere Hemisphäre könnte entlang der Westküsten von Amerika oder Afrika stattgefunden haben (Abb. 5). An diesen Küsten hat die tropische Region eine relativ geringe Ausdehnung, die während der letzten Glazialzeit stark eingeengt wurde. Da heute *A. arcta* und *U. penicilliformis* an der afrikanischen Küste nicht vorkommen (Abb. 13 in Publ. II, Abb. 3 in Publ. III) kann vermutet werden, daß beide Arten die tropische Region an der Westküste Amerikas überquerten. Der NW Pazifik sowie der N Atlantik (via dem arktischen Ozean) könnte dann vom NO Pazifik aus besiedelt worden sein. Die molekularbiologische RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) Analyse von sich schnell verändernden Transkriptionsfreiräumen der ribosomalen DNA sowie die Analyse von RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) Markern von *A. arcta* unterstützen diese Hypothese: sie zeigen zwischen dem NO pazifischen (Friday Harbor) Isolat und den N atlantischen Isolaten eine größere genetische Distanz als zwischen den SO und NO pazifischen Populationen (van Oppen *et al.* 1994). In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß das NO pazifische Isolat von *U. penicilliformis* mehr stenotherme Charakteristika als die anderen kalttemperierten Isolate dieser Art zeigt: einen wie bei den polaren Isolaten engeren Temperatur-Wachstumsbereich (0-15 °C, vgl. Abb.

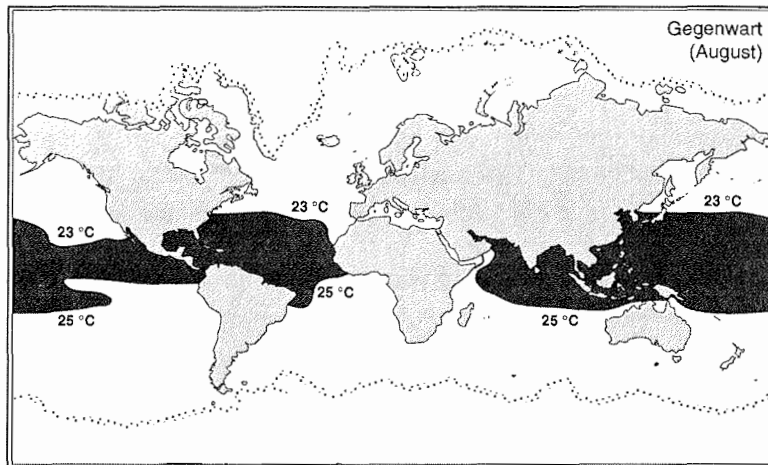


Abb. 5a: Die Tropen als Warmwasserbarriere für die Verbreitung von *Acrosiphonia arcta*. Die Grenzen der Tropen korrespondieren mit den oberen Überlebens Temperaturen (23 und 25 °C, vgl. Tab. 2 in Publ. II).

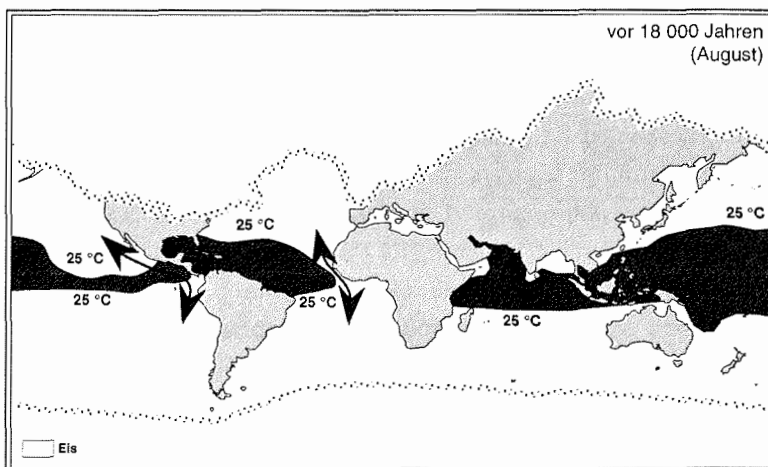


Abb. 5b: Die Verengung der tropischen Warmwasserbarriere während des Höhepunktes der letzten Eiszeit. Pfeile zeigen mögliche Wanderwege von *A. arcta* an. Gebiete, in denen die Art die hohen Temperaturen nicht überleben konnte, sind durch die 25 °C-Isotherme begrenzt.

1-2 in Publ. III) und eine etwas niedrigere UST (24 °C, vgl. Tabelle 2 in Publ. III). Dieses könnte auf einen Kontakt (Genfluß) mit weiter nördlich vorkommenden (arktischen) Populationen deuten.

Für eine Abschätzung, inwieweit sich die Isolate an die heutigen Temperaturen ihrer jeweiligen Standorte angepaßt haben, wurde der Mittelwert der potentiellen monatlichen Erträge (% des höchstmöglichen monatlichen Biomassezuwachses, vgl. Kap. 6.3.3) berechnet und als durchschnittlicher monatlicher Ertrag bezeichnet (Tabelle 2 in Publ. II und III). Dabei beziehen sich die durchschnittlichen monatlichen Erträge der polaren Isolate auf die eisfreien Monate. Das Isolat von *Acrosiphonia sonderi* von Helgoland erreicht einen monatlichen Durchschnitt von nur 30 % des Maximums und ist damit nicht sehr gut an die heutigen Temperaturen des Standortes angepaßt. Die polaren Isolate zeigen sehr unterschiedliche Werte: das Isolat von der Disko-Insel ist sehr gut angepaßt (66 %), während das Isolat von Spitzbergen nur einen monatlichen Durchschnitt von 15 % des Maximums in den eisfreien Monaten erreicht. Dieses könnte darauf hinweisen, daß das Isolat von der Disko-Insel einen längeren Zeitraum zur Verfügung hatte, sich an die tiefen Temperaturen dieses Standortes anzupassen. Die Isolate von Helgoland und Spitzbergen sind möglicherweise erst vor kurzer Zeit von südlicheren Populationen in diese Gebiete eingewandert.

Die Isolate von *Acrosiphonia arcta* von Friday Harbor, Island, den Färöer-Inseln, Helgoland und der Disko-Insel sind gut an die Temperaturen ihres Standortes angepaßt. Sie erreichen einen monatlichen Durchschnitt von mindestens 50 % ihrer monatlichen maximalen Erträge. Im Gegensatz dazu erreichen die Isolate von Roscoff und Halifax einen durchschnittlichen monatlichen Ertrag von nur 44 bzw. 24 % ihres potentiellen Maximums, was auf eine mehr rezente Einwanderung beider Isolate in diese Regionen deuten könnte. Das südchilenische Isolat erzielt nur einen monatlichen Durchschnitt von 16 % seines maximalen Ertrages. Dieses ist ein weiterer Hinweis darauf, daß dieses Isolat von weiter nördlichen südamerikanischen Standorten zugewandert sein könnte (vgl. Kap. 6.3.2 und 6.3.3). In den eisfreien Monaten erreicht das antarktische Isolat einen durchschnittlichen monatlichen Ertrag von nur 3 % seines potentiellen Maximums (vgl. dazu Methodendiskussion in Kap. 6.3.1 und 6.3.3), was ebenfalls auf eine rezente Einwanderung in die antarktische Region deutet.

Die Isolate von *Urospora penicilliformis* aus dem zentralen Verbreitungsgebiet dieser Art (Helgoland, Otago Peninsula, Concepción) sind sehr gut an die heutigen Temperaturen ihrer Standorte angepaßt. Sie erreichen einen monatlichen Durchschnitt von mindestens 57 % ihres monatlichen maximalen Ertrages (Tabelle 3 in Pub. III). Im Gegensatz dazu zeigen die Isolate, die von Standorten nahe der südlichen Verbreitungsgrenze und aus den polaren Gebieten stammen, eine (noch) nicht so gute Adaptation an die jeweiligen Temperaturen ihrer Standorte. Die Isolate von Japan und der König-Georg-Insel erzielen einen durchschnittlichen monatlichen Ertrag von 47 % ihres potentiellen Maximums. Die Isolate von Halifax, der San-Juan-Insel wie auch die arktischen Isolate von der Disko-Insel und Spitzbergen erreichen einen monatlichen Durchschnitt von nur 31 bis 38 % ihres potentiellen maximalen Ertrages. Diese Daten deuten darauf, daß die 4 zuletzt genannten Isolate wahrscheinlich einen kürzeren Zeitraum zur Verfügung hatten sich an die Temperaturen ihrer Standorte anzupassen als z.B. die Isolate von Japan oder der König-Georg-Insel. Die sehr unterschiedlichen durchschnittlichen monatlichen Erträge von *U. penicilliformis* und *A. arcta* von der König-Georg-Insel sind bemerkenswert: *U. penicilliformis* erreicht 47 %, während *A. arcta* nur 3 % des maximalen Ertrages erzielt (gleiche Untersuchungsmethode, vgl. Kap. 6.3.1). Dieses ist sicherlich ein weiteres Indiz dafür, daß *U. penicilliformis* einen früheren Kontakt mit der Antarktis hatte als *A. arcta* (vgl. Kap. 6.3.2).

6.4 Temperaturansprüche antarktischer Rotalgen

6.4.1 Einordnung auf Grund der Temperaturcharakteristika

Die untersuchten antarktischen Rotalgen können auf Grund ihres Temperaturbedarfs für das Wachstum sowie ihrer USTs in 2 Gruppen eingeteilt werden. Zu den Arten der ersten Gruppe, die mehr eurytherme Temperaturcharakteristika aufweisen, gehören *Bangia atropurpurea*, *Phyllophora ahnfeltioides*, *Porphyra endiviifolium*, *Gymnogongrus antarcticus*, *Rhodomenia subantarctica*, *Rhodochorton purpureum* und *Delesseria lancifolia*. Die USTs dieser Arten (22-16 °C, Tabelle 2 in Publ. IV) sind mit denen von Algen aus der kalttemperierten Region Südamerikas (24-17 °C, Wiencke und tom Dieck 1990, Peters und Breeman 1993) sowie mit denen von endemisch arktischen (20-16 °C, Novaczek *et al.* 1990, tom Dieck 1992, Bischoff und Wiencke 1993) und arktisch-kalttemperierten Makroalgen (24-17 °C, z. B. Bolton und Lüning 1982,

Lüning und Freshwater 1988, tom Dieck 1993, Übersicht: Tab. II in Publ. V) zu vergleichen. In Bezug auf die Temperatur-Wachstumsbereiche und -optima zeigen diese mehr „eurythermen“ Arten jedoch eine stärkere Anpassung an tiefe Temperaturen: sie wachsen nur zwischen 0 und 10 °C mit optimalen Raten bei 0 oder 5 (bis 10) °C (Abb. 1 in Publ. IV), ähnlich wie einige endemisch antarktische [z.B. die Rotalge *Palmaria decipiens* (REINSCH) RICKER] oder antarktisch-kalttemperierte Arten [z.B. die Braunalge *Geminocarpus geminatus* (J. D. HOOKER ET HARVEY) SKOTTSBERG, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990]. Im Gegensatz dazu weisen Algen aus der (kalt-)temperierten Region Südamerikas sowie endemisch arktische und arktisch-kalttemperierte Arten eine obere Wachstumsgrenze bei (10)15, 20 oder 25 °C und optimale Wachstumsraten zwischen (0) 5 und 20 °C auf (vgl. auch: Tab. I, II und IV in Publ. V).

Zu den Arten der zweiten Gruppe, die mehr stenotherme Temperaturcharakteristika aufweisen, gehören *Ballia callitricha*, *Phycodrys austrogeorgica*, *Gigartina skottsbergii*, *Phyllophora antarctica*, *Georgiella confluens*, *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides* und *Plocamium cartilagineum*. Bei diesen Arten wird im Vergleich zu den Arten der ersten Gruppe neben einer weiteren Absenkung der oberen Wachstumsgrenzen auch eine starke Erniedrigung der USTs deutlich: sie wachsen nur bei 0 °C oder zwischen 0 und 5 °C und haben USTs zwischen 14 und 7 °C (Abb. 2, Tabelle 2 in Publ. IV). Ähnlich niedrige Temperaturansprüche wurden bereits bei Sporophyten von einigen endemisch antarktischen Braunalgen (*Phaeurus antarcticus* SKOTTSBERG, *Himanthothallus grandifolius* (A. ET E.S. GEPP) ZINOVA, *Desmarestia anceps* MONTAGNE und *D. antarctica* MOE ET SILVA) und bei einem antarktischen Isolat der antarktisch-kalttemperierten Rotalge *Iridaea cordata* (TURNER) BORY gefunden (Wachstumsbereich: 0-5 °C, Optimum: 0-5 °C, USTs: 11-15 °C, Wiencke und tom Dieck 1989, 1990). Bei einigen der hier untersuchten Rotalgen wird eine noch weitergehende Erniedrigung des Temperaturbedarfs für das Wachstum deutlich: *Georgiella confluens*, *Gigartina skottsbergii* und *Plocamium cartilagineum* können nur bei 0 °C, nicht aber bei 5 °C, wachsen (Abb. 2E-G in Publ. IV). Desweiteren weisen *Pantoneura plocamioides* und *Plocamium cartilagineum* extrem niedrige USTs (9 bzw. 7 °C, Tabelle 2 in Publ. IV) auf. Diese 4 Rotalgenarten zeigen die niedrigsten Temperaturansprüche, die bisher in Makroalgen gefunden wurden.

Der Grad einer Anpassung an tiefe Temperaturen bei Makroalgen ist wie bereits in Kap. 6.3.2 kurz erläutert, von der Dauer des Kontaktes mit tiefen Temperaturen abhängig und vollzieht sich wahrscheinlich in 3 Hauptschritten (vgl. auch Kap. 6.5):

1. die Erweiterung der Überlebens-, Wachstums- und Reproduktionsbereiche hin zu tiefen Temperaturen sowie die Zunahme der Wachstumsraten bei tiefen Temperaturen,
2. die Reduzierung der oberen Temperaturgrenzen für die Reproduktion und das Wachstum und
3. der Verlust der Fähigkeit hohe Temperaturen zu überleben.

Die antarktische Region ist durch eine mindestens 14 Mio. Jahre andauernde Kaltwasser-Geschichte gekennzeichnet (Crame 1993, Arntz *et al.* 1994). In dieser Zeit trat ein erster Höhepunkt der Vergletscherung in der Antarktis auf. Im Gegensatz dazu begannen die Prozesse der Vereisung im Nordpolarmeer erst vor etwa 2,5-3 Mio. Jahren (Flohn 1984, Crowley und North 1991). Die hier untersuchten Arten der mehr „eurythermen“ Gruppe überleben Temperaturen in einem ähnlichen Bereich wie die meisten endemisch arktischen und arktisch-kalttemperierten Algen, weisen aber einen deutlich niedrigeren Temperaturbedarf für das Wachstum auf (vgl. oben). Daher kann vermutet werden, daß diese Arten einen längeren Kontakt als 3 Mio. Jahre mit den tiefen Temperaturen der Antarktis hatten. Die Algen der stenothermen Gruppe waren wahrscheinlich sehr viel länger tiefen Temperaturen ausgesetzt als die Arten der ersten Gruppe, da sie eine weitere Absenkung des Temperaturbedarfs für das Wachstum sowie niedrigere USTs aufweisen (Abb. 6). Dieses wird besonders bei *Georgiella confluens*, *Gigartina skottsbergii*, *Pantoneura plocamioides* und *Plocamium cartilagineum* deutlich. Aufgrund der extrem niedrigen USTs von *Pantoneura plocamioides* und *Plocamium cartilagineum* kann vermutet werden, daß diese Arten einen noch längeren Kontakt mit den niedrigen Temperaturen der Antarktis hatten als die anderen Algen dieser Gruppe.

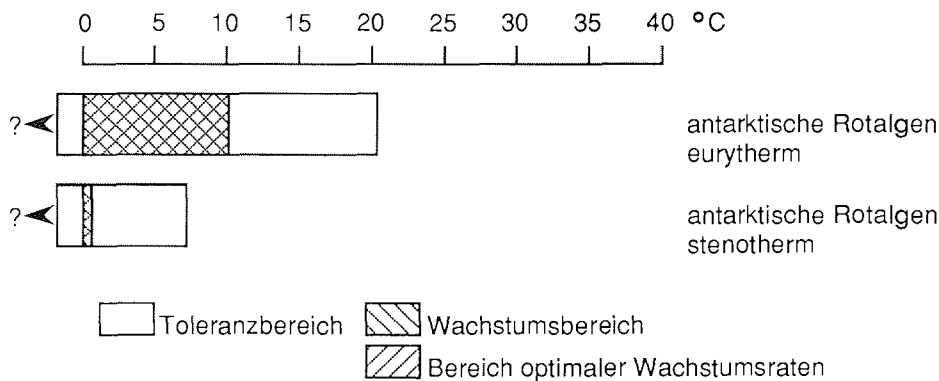


Abb. 6: Temperaturansprüche antarktischer Rotalgen. Weitere Erklärung siehe Text.

Während der Glazialzeiten, als die hohen Breiten der antarktischen Region aufgrund der verstärkten Vergletscherung und der Ausdehnung des permanenten Meereises für Makroalgen unbesiedelbar waren, könnten die subantarktischen Inseln geeignete Refugien dargestellt haben (Skottsberg 1964). Während des Höhepunktes der letzten Eiszeit (vor ca. 18 000 Jahren) waren z.B. subantarktische Inseln wie die Macquarie-Insel oder die Marion-Insel teilweise eis- und schneefrei (Colhoun und Goede 1973, Hall 1979/1980, Pickard *et al.* 1983). Ebenfalls könnte die südchilenische Inselwelt für Algen aus der antarktischen Region ein geeignetes Refugium gewesen sein, da während des Höhepunktes der letzten Eiszeit die 5 °C Sommerisotherme, heute die nördliche Grenze der antarktischen Region (Lüning 1990), durch diesen Raum verlief (CLIMAP 1981). Viele antarktische Makroalgen zeigen eine sehr gute Anpassung an niedrige Lichtbedingungen (Wiencke *et al.* 1993, Weykam *et al.* 1996). Dieses gilt ebenfalls für die Mehrzahl der hier untersuchten Arten. Weykam *et al.* 1996 ermittelten den Lichtbedarf für die Photosynthese von 36 Arten aus der Antarktis. Darunter befinden sich 10 der hier getesteten Rotalgen (*Ballia callitricha*, *Delesseria lancifolia*, *Georgiella confluens*, *Gigartina skottsbergii*, *Gymnogongrus antarcticus*, *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides*, *Phyllophora ahnfeltioides*, *Plocamium cartilagineum*, *Porphyra endiviifolium*). Diese Arten sind durch niedrigere I_K -Werte (Lichtsättigungspunkt der Photosynthese) als die meisten Grün- und Braunalgen charakterisiert. Die starke Schattenadaptation könnte es Rotalgen erlauben, auch in Gebieten, die für die meiste Zeit des Jahres von einer Eisschicht bedeckt sind, wie es heute in den südlichsten Gebieten des Rossmeeres der Fall ist, zu existieren. Diese Regionen sind nur für einige Wochen im Jahr eisfrei und Rotalgen reprä-

sentieren die wichtigste Algengruppe (Zanevelt 1968, Miller und Pearse 1991). Daher ist es vorstellbar, daß während der Glazialzeiten vielleicht auch geographisch relativ weit südlich gelegene Inseln wie die Süd-Shetland oder Süd-Orkney-Inseln mögliche Refugien, besonders für Rotalgen, dargestellt haben. Diese Hypothese wird dadurch unterstützt, daß diese Inseln zumindest während des Höhepunktes der letzten Vereisung für einige Wochen außerhalb der sommerlichen Meereiskante lagen (Gersonde pers. Mitteilung). Während der Interglazialzeiten wurden die hohen Breiten der antarktischen Region wiederbesiedelt. Dabei wurde sicherlich ein Langstreckentransport von Algen (vgl. Kap. 6.3.4) durch die Westwinddrift (Edgar 1987) und durch geeignete Wanderrouen entlang von „stepping stones“ (Trittsteinen) wie z. B. den Inseln der Scotia Arc (z.B. Südgeorgien, Süd-Sandwich-Inseln, Süd-Orkney-Inseln), einem für Tiere bekannten Wanderweg (Knox und Lowry 1978), unterstützt.

In Bezug auf ihre Temperatur-Wachstumsmuster sind fast alle der hier untersuchten Rotalgenarten sehr gut an die heutigen Temperaturen der Standorte, an denen sie isoliert wurden (Tabelle 1 in Publ. IV), angepaßt. Sie sind in der Lage sehr effizient mit fast gleich hohen potentiellen monatlichen Erträgen (vgl. Kap. 6.3.3) während der eisfreien Monate zu wachsen und erreichen einen monatlichen Durchschnitt (vgl. Kap. 6.3.4) zwischen (57)82 und 97 % ihres jeweiligen potentiellen maximalen monatlichen Ertrages (Tabelle 3 in Publ. IV). Eine Ausnahme bildet *Rhodymenia subantarctica*, welche einen monatlichen Durchschnitt von nur 27 % ihres potentiellen maximalen Ertrages erzielt (Tabelle 3 in Publ. IV). Daher läßt sich für diese Art eine mehr rezente Einwanderung in die antarktische Region vermutet. *R. subantarctica* läßt sich mit anderen antarktisch-kalttemperierten Arten wie mit der Braunalge *Adenocystis utricularis* (BORY) SKOTTSBERG und den Grünalgen *Acrosiphonia arcta* und *Urospora penicilliformis*, die in der Antarktis zwischen 3 und 47 % ihres potentiellen maximalen Ertrages erreichen, vergleichen (nach Daten von Wiencke und tom Dieck 1990 berechnet, Kap. 6.3.4). Andererseits erzielen die Sporophyten der endemisch antarktischen Braunalgen *Himanthothallus grandifolius* und *Desmarestia anceps* sowie die Grünalge *Lambia antarctica* (SKOTTSBERG) DELÉPINE ebenfalls einen monatlichen Durchschnitt zwischen 87 und 93 % ihres potentiellen maximalen Ertrages (nach Daten von Wiencke und tom Dieck 1989 berechnet, unveröffentlichte Daten). Die starke Anpassung deutet für diese Arten auf einen ähnlich langen Kontakt mit tiefen Temperaturen wie für die meisten der hier untersuchten Rotalgen.

6.4.2 Phytogeographische Analyse

Die ermittelten Temperaturansprüche der antarktischen Rotalgenisolate werden im folgenden in Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung dieser Arten diskutiert. Bei einigen Algen wird diese Analyse jedoch durch relativ wenige Verbreitungsangaben in der Literatur erschwert. Desweiteren können sich die Temperaturen von küstennahem Wasser von denen der Isothermen des ozeanischen Oberflächenwassers, die hier für die Beschreibung der Verbreitungsgrenzen benutzt wurden, unterscheiden (vgl. Kap. 6.2). Dieses wurde bereits von van den Hoek (1982a, b) erklärt und gilt ebenfalls für die antarktische Region. Die Sommertemperaturen des Oberflächenwassers der Admiralty Bucht (König-Georg-Insel) können z.B. 5,3 °C (Rakusa-Suszczewski 1980) erreichen, während nach den ozeanischen Isothermen Sommertemperaturen zwischen 1 und 2 °C angezeigt werden (Gordon *et al.* 1982). Andererseits wurden in der Potter Bucht, nahe der Admiralty Bucht, ähnliche Wassertemperaturen wie sie durch die Isothermen angegeben werden, gemessen (Klöser *et al.* 1993). Drew und Hasting (1992) beschrieben dagegen Wassertemperaturen nahe der Signy-Insel (Süd-Orkney-Inseln), die unter den Temperaturen der ozeanischen Isothermen lagen. Bei dieser Analyse ist ebenfalls zu beachten, daß die meisten der hier untersuchten Arten im Sublittoral wachsen, wo geringere saisonale Veränderungen der Wassertemperatur als an der Oberfläche auftreten (z.B. Bienati und Comes 1971, Lipski 1987, Klöser *et al.* 1993). Trotz dieser Einschränkungen ist eine Charakterisierung der Verbreitungsgrenzen durch den Vergleich der Temperaturansprüche mit den das jeweilige Areal begrenzenden ozeanischen Oberflächenisothermen möglich. Unstimmigkeiten deuten auf das Vorhandensein von Temperatur-Ökotypen innerhalb einer Art hin. Die Anzahl von bisher nachgewiesenen Temperatur-Ökotypen in Bezug auf das Wachstum, die Reproduktion und das Überleben innerhalb mariner Makroalgenarten ist zwar gering, steigt aber stetig an (vgl. Kap. 6.3.1). Desweiteren stehen für einige der hier untersuchten Arten (*Bangia atropurpurea*, *Plocamium cartilagineum*, *Rhodochorton purpureum*) bereits publizierte Daten für Isolate von temperierten Standorten zur Verfügung und ein Vergleich der Temperaturansprüche der unterschiedlichen Isolate weist auf die Entwicklung von Temperatur-Ökotypen innerhalb dieser Arten.

Die nördliche Verbreitungsgrenze von *Gymnogongrus antarcticus* und *Phyllophora antarctica* verläuft entlang der -1 °C Winterisothermen (-1° W) und der 2 °C Sommerisothermen (2 °S, Abb. 3A, Tabelle 4 in Publ. IV). *G. antarc-*

ticus wächst zwischen 0 und 10 °C und toleriert 19 °C. *P. antarctica* zeigt einen Wachstumsbereich zwischen 0 und 5 °C und überlebt 12 °C (Abb. 1C, 2D, Tabelle 2 in Publ. IV). Ohno (1984) fand für *P. antarctica* von der Ost-Ongul-Insel (69°00'S, 39°35'E) einen Wachstumsbereich zwischen 0 und 8 °C, wobei die Dauer des Experimentes nicht angegeben wird, so daß die verschiedenen Temperatur-Wachstumsbereiche auf unterschiedliche Versuchsbedingungen zurückzuführen sein könnten (vgl. Kap. 6.1). Die nördliche Verbreitungsgrenze von *Phyllophora ahnfeltioides*, *Phycodrys austrogeorgica* und *Myriogramme mangini* verläuft entlang der 0° W und der 4° S Isothermen (Abb. 3B, Tabelle 4 in Publ. IV). *P. ahnfeltioides* wächst zwischen 0 und 10 °C und *M. mangini* zwischen 0 und 5 °C (Abb. 1B, 2A in Publ. IV). Die UST von *P. ahnfeltioides* ist 22 °C, die von *M. mangini* 11 °C und die von *P. austrogeorgica* 14 °C (Tabelle 2 in Publ. IV). Diese 5 Arten könnten aufgrund ihrer Temperaturansprüche für das Wachstum sowie ihrer USTs ebenfalls weiter nördlich vorkommen, was auf ein unvollständiges Wissen über die Verbreitung dieser Arten oder auf eine Temperatur-Reproduktionsgrenze deutet. Dieses kann im Moment nicht umfassend beantwortet werden, da von diesen Arten keine Daten über ihren Temperaturbedarf für die Reproduktion zur Verfügung stehen.

Die nördliche Verbreitungsgrenze von *Georgiella confluens* verläuft entlang der 4° W und der 6° S Isothermen (Abb. 3C, Tabelle 4 in Publ. IV). Diese Art kann nur bei Temperaturen unter 5 °C wachsen (Abb. 2E in Publ. IV), was auf eine Wachstums- (und Reproduktions-?) grenze schließen läßt. Die UST dieser Art (11 °C, Tabelle 2 in Publ. IV) liegt weit über den Temperaturen der limitierenden Isothermen, so daß diese die geographische Verbreitung nicht begrenzt.

Die nördliche Verbreitungsgrenze von *Delesseria lancifolia* und *Porphyra endiviifolium* verläuft entlang der 6° W und der 10° S Isothermen (Abb. 3D, Tabelle 4 in Publ. IV). Die Temperatur-Wachstumsbereiche dieser Arten sind unbekannt. Auf Grund ihrer USTs (16 und 21 °C, Tabelle 2 in Publ. IV) könnten beide Arten jedoch auch weiter nördlich vorkommen, was ebenfalls auf eine Wachstums- und/oder Reproduktionsgrenze oder auf lückenhafte Verbreitungsangaben hinweist. Die nördliche Verbreitungsgrenze von *Pantoneura plocamioides* verläuft ebenfalls entlang der 6° W und der 10° S Isothermen (Abb. 3D, Tabelle 4 in Publ. IV). Der Temperaturbedarf für das Wachstum (Bereich: 0-5 °C) sowie die UST (9 °C, Abb. 2B, Tabelle 2 in Publ. IV) dieser Art könnte ihre Verbreitungsgrenze erklären, da *P. plocamioides* ausschließlich im tiefen Sub-

littoral wächst (Brouwer *et al.* 1995, Klöser *et al.* 1996), wo die Temperaturen niedriger als an der Oberfläche sind.

Die nördliche Verbreitungsgrenze von *Gigartina skottsbergii* verläuft entlang der 12° W und der 16° S Isothermen und wird bestimmt durch das Vorkommen an der südamerikanischen Westküste bis hin zum 33. Breitengrad (Abb. 4A, Tabelle 4 in Publ. IV). Beide limitierenden Isothermen treffen fast an der gleichen geographischen Position auf diese Küste, so daß die Verbreitung sowohl durch den Temperaturbedarf für das Wachstum und die Reproduktion als auch durch die UST limitiert sein kann. Die verfügbaren Daten über den Temperatur-Wachstumsbereich (unter 5 °C) und die UST des hier untersuchten Gametophyten (14 °C, Abb. 2F, Tabelle 2 in Publ. IV) sowie des Tetrasporophyten (15 °C, Wiencke und tom Dieck 1990) können diese Verbreitung nicht erklären. Dieses läßt auf das Vorhandensein von Temperatur-Ökotypen zwischen Isolaten aus der Antarktis und Südamerika schließen.

Die nördliche Verbreitungsgrenze der sublittoralen Art *Rhodymenia subantarctica* verläuft entlang der 15° W und der 20° S Isothermen (Abb. 4B, Tabelle 4 in Publ. IV). Der Temperatur-Wachstumsbereich (0-10 °C) und die UST (18 °C, Abb. 1A, Tabelle 2 in Publ. IV) des antarktischen Isolates können das Vorkommen an Standorten, die durch diese Temperaturen charakterisiert sind, nicht erklären. Ebenso ist der Temperaturbedarf für das Wachstum (Bereich: 0-5 °C) und die UST (14 °C, Abb. 2C, Tabelle 2 in Publ. IV) des antarktischen Isolates von *Ballia callitricha* nicht ausreichend die nördliche Verbreitungsgrenze, die entlang der 16° W und 21° S Isothermen verläuft (Abb. 4B, Tabelle 4 in Publ. IV), zu erklären. Dieses deutet für beide Arten auf die Entwicklung von Temperatur-Ökotypen zwischen antarktischen und den an den nördlichen Verbreitungsgrenzen vorkommenden Populationen.

Bangia atropurpurea, *Plocamium cartilagineum* und *Rhodochoorton purpureum* sind kosmopolitische Arten und kommen auch in der tropischen Region vor (Tabelle 4 in Publ. IV). Die Temperaturansprüche der antarktischen Isolate dieser Arten sind nicht ausreichend, um ihre Verbreitung zu erklären. *Bangia atropurpurea* überlebt 22 °C und *Plocamium cartilagineum* wächst nur bei Temperaturen unter 5 °C und überlebt nur 7 °C. *Rhodochoorton purpureum* zeigt einen Wachstumsbereich zwischen 0 und 10 °C und toleriert 18 °C (Abb. 2G, 1D, Tabelle 4 in Publ. IV). Aus der Literatur sind einige Daten über die USTs dieser Arten von anderen Standorten verfügbar. Sie sind in Tabelle 5 (Publ. IV)

zusammengefaßt. Allerdings sind diese Angaben nicht immer direkt vergleichbar, da unterschiedliche Methoden zur Bestimmung der UST benutzt wurden (vgl. auch Kap. 6.1). Dennoch weisen sie darauf, daß die Isolate aus den verschiedenen geographischen Regionen Ökotypen repräsentieren. Da es allerdings nicht auszuschließen ist, daß es sich bei den untersuchten Isolaten auch um eng verwandte Arten handeln könnte, sind weitere ökophysiologische sowie molekularbiologische Untersuchungen für eine vollständige Interpretation notwendig. Die ökotypischen Variationen innerhalb dieser drei Arten sind generell mit denen innerhalb der kosmopolitischen Braunalge *Ectocarpus siliculosus*, die von Bolton (1983) erstmals beschrieben wurden, vergleichbar. Arktische, temperierte und tropische Isolate dieser Art zeigen große Variationen hinsichtlich ihres Temperaturbedarfs für das Wachstum und der UST (Bolton 1983, Wiencke und tom Dieck 1990, Stache 1993). Die hier untersuchten antarktischen Isolate von *B. atropurpurea*, *P. cartilagineum* und *R. purpureum* weisen im Vergleich zu arktischen und kalttemperierten Isolaten aus der Nordhemisphäre eine stärkere Erniedrigung der UST auf (Tabelle 5 in Publ. IV). Dieses läßt die Vermutung zu, daß die antarktischen Isolate über einen längeren Zeitraum tiefen Temperaturen ausgesetzt waren als die Isolate der Nordhemisphäre (vgl. 6.4.1).

6.5. Die Temperaturansprüche von Makroalgen aus unterschiedlichen geographischen Regionen - Anpassungsschritte an tiefe Temperaturen

In den letzten zehn bis fünfzehn Jahren wurden sehr viele Arten unterschiedlicher Regionen auf ihren Temperaturbedarf für das Wachstum und die Reproduktion sowie auf die Temperaturtoleranz untersucht. Diese experimentellen Daten wurden vorwiegend dazu verwendet, die heutigen Verbreitungsmuster der jeweiligen Art zu erklären. Im folgenden werden die Ergebnisse dieser Arbeit und die aus der Literatur verfügbaren Daten über die Temperaturansprüche von Makroalgen verschiedener biogeographischer Regionen zusammengefaßt und in Zusammenhang mit der paläoklimatischen Geschichte der jeweiligen Regionen diskutiert. Dadurch können Beziehungen zwischen den klimatologischen Veränderungen in der geologischen Vergangenheit und der globalen Entwicklung von Kaltwasseralgen hergestellt werden. Dieser globale Vergleich erlaubt eine genauere Aussage über den Zeitbedarf und die möglichen Schritte einer Anpassung an tiefe Temperaturen als es vorher möglich war.

Makroalgen mit einer (sub-)tropischen Verbreitung sowie tropische Isolate von einigen Algen mit tropisch bis (warm-)temperierter Verbreitung überleben Temperaturen in einem Bereich zwischen 7 bis 20 °C und 30 bis 37 °C. Sie zeigen einen Wachstumsbereich zwischen 15 oder 20 und 30 (35) °C mit optimalen Raten zwischen 20 und 30 °C. Algen mit einer tropisch bis temperierten Verbreitung weisen USTs in dem gleichen Temperaturbereich wie (sub-)tropische Algen auf, zeigen aber LSTs zwischen ≤ 1 und 6 °C. *Cladophora albida* (HUDSON) KÜTZING überlebt sogar Temperaturen unter -5 °C (Cambridge *et al.* 1984, 1990). Diese Arten wachsen zwischen 5 oder 10 und 30 (35) °C mit optimalen Raten zwischen 15 und 30 °C (vgl. Kap. 6.2).

Die USTs von kalttemperierten nordatlantischen Arten variieren zwischen 20 und 30 °C. Die LSTs können unter -5 °C liegen wie für *Furcellaria lumbricalis* (HUDSON) LAMOUROUX und *Polyides rotundus* (HUDSON) GREVILLE gefunden (Novaczek und Breeman 1990). Diese Arten wachsen zwischen 0 oder 5 und 25 °C mit optimalen Raten zwischen (5) 10 und 15 (25) °C. Mikrothalli von Braunalgen überleben Temperaturen zwischen < -1,5 und 23 °C (vgl. Tabelle 2 in Publ. V). Bei einigen dieser kalttemperierten Arten zeigt sich eine untere Temperaturgrenze für die Gametogenese. Die Gametophyten von *Laminaria hyperborea* (GUNNERUS) FOSLIE zeigten z. B. bei 0 °C eine sehr reduzierte Reproduktionsrate (Bartsch, pers. Mitteilung) und Gametophyten von *L. ochroleuca* DE LA PYLAIE wurden bei 5 °C auch nach 4 Wochen nicht fertil (tom Dieck 1992).

Kalttemperierte nordostpazifische Arten zeigen im Vergleich zu den kalttemperierten nordatlantischen Arten eine etwas stärkere Anpassung an tiefe Temperaturen (vgl. Tabelle II in Publ. V). Sporophyten von *Laminaria setchellii* SILVA und *L. bongardiana* POSTELS ET RUPRECHT tolerieren 19 oder 18 °C und zeigen bei 18 °C ihre obere Wachstumsgrenze, während die verwandte nordatlantische Art *L. hyperborea* noch 20 °C überlebt und bis hin zu 20 °C wächst. Hinsichtlich ihrer Temperatur-Wachstumsoptima (5-15 °C) unterscheiden sich diese drei kalttemperierten Arten allerdings nicht (tom Dieck 1992). Die Sporophyten anderer nordostpazifischer Tange (*Cymathere triplicata* POSTELS ET RUPRECHT, *Pleurophycus gardneri* SETCHELL ET SAUNDERS, *Hedophyllum sessile* (C. AGARDH) SETCHELL, *Postelsia palmaeformis* RUPRECHT, *Alaria marginata* POSTELS ET RUPRECHT und *Pterygophora californica* RUPRECHT) zeigen ähnlich niedrige USTs zwischen 15 und 18 °C (Lüning und Freshwater 1988). Allerdings wurden die USTs dieser Arten durch Messungen der Photosynthesekapazität vor und nach der Exposition in der jeweiligen Temperatur er-

mittelt, wodurch niedrigere Werte als durch die Methode der Post-Kultivierung zu erwarten sind (vgl. Kap. 6.1). Andererseits unterschieden sich die USTs von *Laminaria setchellii* und *L. bongardiana* Sporophyten, die mittels dieser beiden Versuchsansätze bestimmt wurden, höchstens um 1 °C (Lüning und Freshwater 1988, tom Dieck 1992). Mikrothalli von nordostpazifischen Arten überleben Temperaturen zwischen < -1,5 und 19 bis 25 °C. Im Gegensatz zu den Mikrothalli der nordostpazifischen Arten zeigen nur 3 von 12 nordwestpazifischen Arten der Ordnung Laminariales USTs ≤ 25 °C (*Laminaria angustata* KJELLMAN, *L. longissima* MIYABE, *L. coriacea* MIYABE). Die anderen Arten können auch höhere Temperaturen überleben und die höchste UST (29-30 °C) wurde bisher bei *Eisenia bicyclis* (KJELLMAN) SETCHELL gefunden (tom Dieck 1993). Ein ähnliches Phänomen wurde ebenfalls bei *Desmarestia ligulata* und *D. viridis* gezeigt: japanische Isolate dieser Arten weisen im Vergleich zu nordostpazifischen oder nordatlantischen Isolaten höhere USTs auf (Peters und Breeman 1992).

Arktisch-kalttemperierte (amphiozeanisch und nordatlantische) Arten tolerieren Temperaturen zwischen $\leq -1,5$ und 17 bis 25 °C. Die oberen Temperatur-Wachstumsgrenzen liegen zwischen 15 oder 20 (25) °C und die Wachstumsoptima zwischen (0)5 und 15 (20) °C. Mikrothalli von arktisch-kalttemperierten Braunalgen überleben Temperaturen zwischen < -1,5 und 19 bis 25 (28) °C. Sie zeigen obere Temperatur-Wachstumsgrenzen bei 20 °C. Die ULGs, die nur für wenige Arten bekannt sind, liegen bei 10, 15 oder 17 °C (vgl. Tabelle II in Publ. V).

Für die arktische Region sind nur 5 endemische Arten bekannt, wobei diese auch teilweise in kalttemperierte Gebiete vordringen (Lüning 1985, 1990). Für 2 dieser Arten, der Rotalge *Devaleraea ramentacea* (L.) GUIRY und der Braunalge *Laminaria solidungula* J. AGARDH sind bisher Daten über ihre Temperaturansprüche bekannt (vgl. Tabelle II in Publ. V). Sie zeigen eine Wachstumsgrenze bei 10 oder 15 °C mit optimalen Raten bei 5 oder 10 °C. Ein kanadisches Isolat von *D. ramentacea* wächst optimal bei -2 und 0 °C (Novaczek *et al.* 1990) und *L. solidungula* weist im Gegensatz zu anderen nordatlantischen *Laminaria* Arten hohe Wachstumsraten bei 0 °C auf (tom Dieck 1992). Die LSTs liegen bei < -1,5 °C, die USTs der Makrothalli zwischen 16 und 20 °C und die der Mikrothalli zwischen 18 und 20 °C.

Arten der Südhemisphäre mit einer kalttemperierten Verbreitung, wie z.B. die Braunalge *Desmarestia muelleri* RAMIREZ ET PETERS (*Desmarestia* sp. in Wiencke und tom Dieck 1990) und die Rotalge *Iridaea undulosa* BORY sind nicht in der Lage bei 0 °C zu wachsen oder zeigen wie *Iridaea laminarioides* BORY sehr geringe Wachstumsraten bei dieser Temperatur (Wiencke und tom Dieck 1990). Diese Arten und die Braunalge *Chordaria magellanica* KYLIN zeigen obere Wachstums Grenzen bei 15 oder 20 °C und die USTs variieren zwischen 17 und 24 °C. Die Mikrothalli von Braunalgen dieser Verbreitungsgruppe überleben Temperaturen zwischen < -2 und 20 bis 26 (28) °C. Der Temperatur-Reproduktionsbereich liegt zwischen -2 und 15 °C (Peters und Breeman 1993, vgl. auch Tabelle I in Publ. V).

Antarktisch-kalttemperierte Arten weisen USTs zwischen 13,5 und 19 (25) °C und obere Wachstums Grenzen bei 10 oder 15 (20) °C mit optimalen Raten zwischen 0 oder 5 und 10 oder 15 (20) °C auf. Mikrothalli von Braunalgenarten zeigen USTs zwischen 21 und 25 °C und ULGs zwischen 13 und 15 °C (Tabelle I in Publ. V, Kap. 6.4).

Endemisch antarktische Algen wachsen nur bei Temperaturen unter 5 bzw. bis 5 oder bis 10 °C mit optimalen Raten bei 0 oder 5 °C. Einen vergleichbar niedrigen Temperaturbedarf für das Wachstum zeigen ebenfalls antarktische Isolate von einigen antarktisch-kalttemperierten Arten (*Iridaea cordata* (TURNER) BORY, *Gigartina skottsbergii*, *Ballia callitricha*, *Pantoneura plocamioides*) sowie ein Isolat der kosmopolitischen Rotalge *Plocamium cartilagineum* (Tabelle I in Publ. V, Kap. 6.4). Die USTs dieser Algen liegen zwischen 7 und 14 bis 19 (22) °C. Mikrothalli von endemisch antarktischen Braunalgen wie auch von der antarktisch-kalttemperierten Braunalge *Desmarestia menziesii* J. AGARDH wachsen bis zu 10 oder 15 °C und überleben 15 bis 18 °C. Daten über den Temperaturbedarf für die Reproduktion endemisch antarktischer Algen liegen bisher nur für *Desmarestia antarctica* (*Desmarestia* sp. in Wiencke und tom Dieck 1989) vor. Diese Art zeigt eine ULG bei 5 °C.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß Algen mit einer tropisch-(kalt-)temperierten Verbreitung im Vergleich zu (sub-)tropischen Arten, die unter den Algen der verschiedenen Verbreitungsgruppen die höchsten Temperaturansprüche zeigen, eine Absenkung der LSTs und der Temperatur-Wachstumsbereiche und -optima aufweisen (Tabelle 3). Kalttemperierte und polare Arten zeigen dagegen eine weitere Absenkung der Temperaturansprüche. Dieses

Tabelle 3: Zusammenfassung des Temperaturbedarfs für Wachstum und Überleben von Makroalgen verschiedener geographischer Regionen. LST: untere Überlebenstemperatur, UST: obere Überlebenstemperatur. Werte in Klammern kennzeichnen Ausnahmen. (Referenzen: siehe auch Tab. 3 in Publikation I, Tab. 1, 2 in Publikation V).

Artengruppe	LST (°C)	Wachstumsbereich/ -optima (°C)	UST (°C)	Artengruppe	
Tropisch und tropisch bis warmtemperierte Arten	(7) 11-16 (18)	15, 18, 20-30 (35)/ (20)25-30	30-37		
tropisch bis kalttemperierte Arten	(≤-5) 0-6	(0)10(15)-30(35)/ (15)20-30	30-37		
Wachstumsbereich/ -optima (°C)		UST (°C)	Wachstumsbereich/ -optima (°C)	UST (°C)	
Südhemisphäre			Nordhemisphäre		
			≤18/ 5-15	(15) 18-23 (25)	kalttemperierte Arten Nordostpazifik
			0 (5) - (20) 25/ 5-15	20-27 (30)	kalttemperierte Arten Nordatlantik
kalttemperierte Arten	0 (5)-15, 20; (0) 5-15 (20)	17-24 (28)	≤(15)20(25)/ (0) 5-15 (20)	17-23 (28)	Arktisch-kalttemperierte Arten
Antarktisch-kalttemperierte Arten	≤ 10, 15 (20); (0) 5-15 (20)	13,5-19 (25)	0-(10) 15/ (0) 5-10	16-20	Endemisch arktische Arten
Endemisch antarktische und einige antarktisch-kalttemperierte Arten	≤ 5, 10 (15)	7-14 (19)			

wird bei kalttemperierten nordostpazifischen Arten deutlicher als bei kalttemperierten nordatlantischen Arten. Desweiteren weisen arktisch-kalttemperierte Arten ähnliche Temperaturansprüche wie Algen aus der kalttemperierten Region von Südamerika auf. Der Temperaturbedarf endemisch arktischer Algen wiederum läßt sich mit dem vieler antarktisch-kalttemperierter Arten vergleichen. Allerdings zeigen unter den Algen der verschiedenen Verbreitungsgruppen endemisch antarktische und einige antarktisch-kalttemperierte Arten den niedrigsten Temperaturbedarf. Die Unterschiede hinsichtlich der Temperaturansprüche dieser Gruppen können mit der Dauer des Kontaktes der Algen mit tiefen Temperaturen in Zusammenhang gebracht werden.

Die heutigen Arten der tropischen und warmtemperierten Regionen zeigen LSTs zwischen 7 und 20 °C. Da in der Kreidezeit die Temperaturen an den Küsten der hohen Breiten noch um 10 bis 14 °C höher waren als heute, begann die Ausbildung von kälteverträglichen Algen möglicherweise als diese Temperaturen in Polnähe im Verlauf des Tertiärs unterschritten wurden und damit ein neuer Lebensraum eröffnet wurde (vgl. Kap. 6.2). Während die wärmeliebenden Arten infolge der sinkenden Wassertemperaturen im Tertiär äquatorwärts gedrängt wurden, konnten sich neu entstandene kälteverträgliche Algen an den Felsküsten der allmählich kälter werdenden polaren Regionen entwickeln und ausbreiten. Der niedrigere Temperaturbedarf von temperierten und polaren Makroalgen aus der Südhemisphäre im Vergleich zu Makroalgen aus den entsprechenden Regionen der Nordhemisphäre läßt sich durch die längere Kaltwassergeschichte der antarktischen Region erklären. Die Vereisung von Ostantarktika begann vor ungefähr 38 Mio. Jahren (Flohn 1984, Crowley und North 1991). Parallel dazu sanken die Temperaturen des Oberflächenwassers unter 10 °C (Crame 1993). Vor ca. 26 Mio. Jahren entstand die zirkumantarktische Meeresströmung (Westwinddrift) als ununterbrochener Wasserring. Dieses führte zu einer Isolierung der antarktischen Region (Lüning 1990). Die Vergletscherung des ostantarktischen Kontinents wurde dadurch intensiviert und erreichte einen ersten Höhepunkt der Vereisung vor etwa 14 Mio. Jahren (mittleres Miozän; Flohn 1984, Crowley und North 1991). Zu dieser Zeit lagen die Temperaturen des antarktischen Oberflächenwassers bei ungefähr 5 °C (Crame 1993). Am Ende des Miozäns (vor ca. 9 Mio. Jahren) war Westantarktika ebenfalls eisbedeckt, während für diese Zeit noch kein Anzeichen einer ähnlich großflächigen Vereisung in der arktischen Region gefunden wurde. Diese Ent-

wicklung begann im Nordpolarmeer erst vor etwa 2,5-3 Mio. Jahren (Flohn 1984, Crowley und North 1991).

Während der Glazialzeiten waren die hohen Breiten der polaren Regionen für Makroalgen unbesiedelbar und die Kaltwasser-Taxa wurden in niedrigere Breitengrade gedrängt. Als Refugien für Algen aus der antarktischen Region könnten Inseln wie die Süd-Shetland oder Süd-Orkney-Inseln, die sub-antarktischen Inseln oder die südchilenische Inselwelt gedient haben. Während der Interglazialzeiten wurde eine Rückwanderung dieser Arten nach Süden sicherlich durch die Westwinddrift und durch das Vorhandensein von geeigneten Wanderwegen entlang von „stepping stones“, wie z.B. den Inseln der Scotia Arc, unterstützt (vgl. Kap. 6.4.1). Da in der Südhemisphäre demnach seit mindestens 14 Mio. Jahren Kaltwasserbedingungen und für Algen geeignete Habitate existieren, läßt sich die starke Adaptation an tiefe Temperaturen von Arten aus dieser Hemisphäre, besonders die der endemisch antarktischen Algen, erklären.

Im Norden wurden die Kaltwasser-Taxa durch die Glazialzeiten (4 große Vereisungsperioden im Pleistozän) ebenfalls nach Süden und während der Interglazialzeiten wieder nach Norden verschoben. Während des Höhepunktes der letzten Vereisung lagen die Temperaturen des Oberflächenwassers im Nordatlantik um etwa 10 °C und im Nordpazifik um ungefähr 4 °C niedriger als heute. Im Nordatlantik ist generell während der Glazialperioden mit einer Verschiebung von 15 bis 20 Breitengraden an der europäischen und 5 bis 10 Breitengraden an der nordamerikanischen Seite zu rechnen (Lüning 1990). Die Gebiete im Atlantik nördlich einer Linie von New York nach Südengland, die während der Vereisungsperioden von einer Eisschicht bedeckt waren, mußten jeweils völlig neu besiedelt werden (postglaziale Kolonisierung, Hempel 1987). Insofern ist vorstellbar, daß durch diese Verschiebungswanderungen im Nordatlantik eine große Anzahl von Arten verloren ging (Lüning 1990). Besonders an der nordwestatlantischen Küste stand den Arten mit einer oberen Reproduktions- und/oder Wachstumsgrenze bei 10 bis 15 °C, ein extrem reduziertes Verbreitungsgebiet zur Verfügung, wodurch wahrscheinlich viele Arten an dieser Küste ausstarben (van den Hoek und Breeman 1989). Das Verbreitungsareal dieser Arten war zu dieser Zeit zwischen den kontinentalen Gletschern und der 10 bis 15 °C Winterisotherme, ihrer südlichen Reproduktionsgrenze, komprimiert. Bei *Laminaria hyperborea* und *L. ochroleuca* könnte es sich beispielsweise um Arten handeln, die während der Glazialzeiten an der nordwestatlantischen Küste ausstarben, aber an der nordostatlantischen Küste überleben konnten. Dadurch

läßt sich die heutige verarmte Flora der nordwestatlantischen Küste erklären. Der Pazifik, in dem die Temperaturniedrigungen nicht so drastisch waren zeichnet sich heute durch seinen Artenreichtum aus (Lüning, 1990).

Kalttemperierte nordostpazifische Arten zeigen im Vergleich zu nordatlantischen Arten eine stärkere Anpassung an tiefe Temperaturen (siehe oben). Dieses kann mit der längeren Kaltwassergeschichte des Nordpazifiks, besonders des Nordostpazifiks, erklärt werden. Während sich die nördlichen Küsten des Nordatlantiks erst im Verlauf des Tertiärs formten, steht der Pazifik seit dem Mesozoikum, d.h. seit ca. 200 Mio. Jahren, mit dem frühen Arktischen Ozean in Verbindung (Lüning 1990). Nach dem Schliessen der Beringstraße vor etwa 60 Mio. Jahren boten die weiten nördlichen Küsten ein primäres Gebiet für die Evolution von endemischen Kaltwasserarten, die im Norden durch die Beringstraße und im Süden durch tropische Wassertemperaturen isoliert waren. Im Ostpazifik bringt der von Süden kommende Kuroshio-Strom warme Wassermassen nach Norden und wird erst bei etwa 41° Nord durch den von Norden kommenden Oyasho-Strom nach Westen abgelenkt. An der amerikanischen Küste transportiert dagegen der von Norden her fließende Kalifornien-Strom kalte Wassermassen nach Süden und konvergiert erst etwa bei 10 ° Nord mit äquatorialen Wassermassen. Diese Konvergenz wurde während die Abkühlungen der letzten 15 Mio. Jahre sehr viel stärker verändert als die Konvergenz der Kuroshio- und Oyasho-Ströme, so daß Abkühlungen geringere Auswirkungen an der asiatischen als an der amerikanischen Küste hatten. Desweiteren verursachen die jahreszeitlichen Verschiebungen der zuletzt genannten Ströme die großen Schwankungen der Luft- und Wassertemperaturen an der nordwestpazifischen Küste (vgl. Kap. 6.2). Die über einen langen geologischen Zeitraum bestehenden hohen Sommertemperaturen in den temperierten Regionen dieser Küste, erklären die relativ hohen USTs der kalttemperierten japanischen Laminariales und Desmarestiales im Vergleich zu nordostpazifischen Arten (vgl. oben).

Die Anpassung an niedrige Temperaturen erfolgt nach den vorliegenden Daten in mehreren Schritten (Abb. 7). Der erste Schritt ist die Zunahme der Kältetoleranz, um niedrige Wintertemperaturen an einem Standort überleben zu können. Der nächste Schritt ist eine Erweiterung des Wachstums- und Reproduktionsbereiches hin zu tiefen Temperaturen. Dieses zeigt sich im Vergleich zu (sub)tropischen Algen bereits bei rezenten Algen mit tropisch bis (kalt-)tempe-

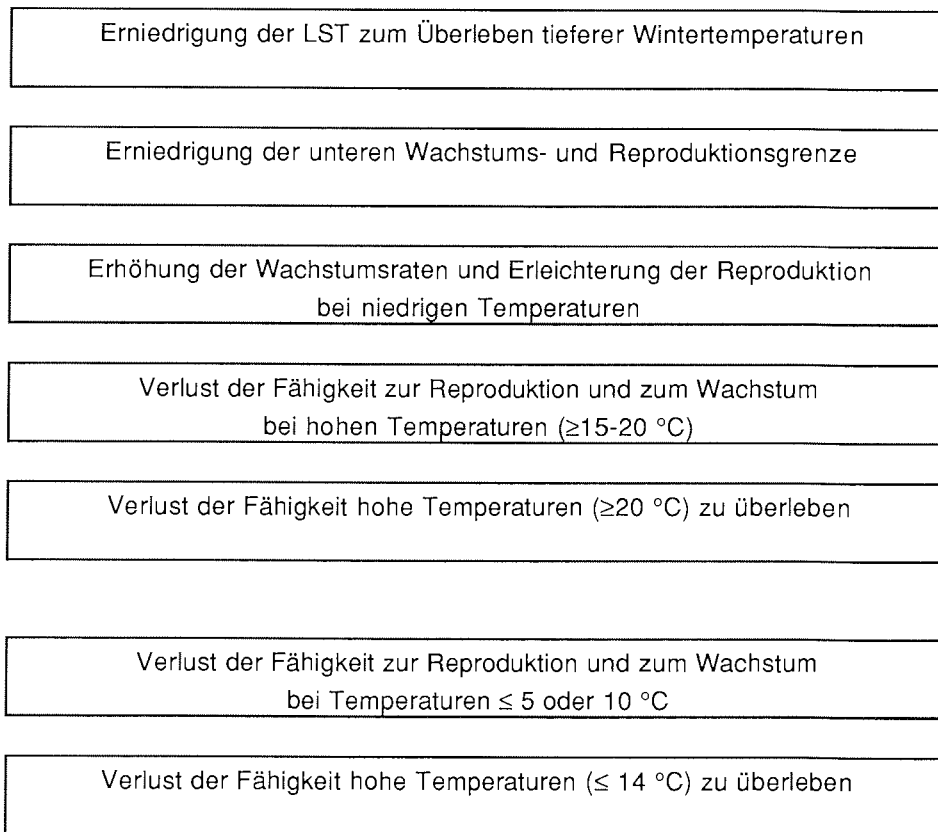


Abb. 7: Stationen in der Adaptation von Makroalgen an tiefe Temperaturen.

rierter Verbreitung. Desweiteren erfordert eine Kälte-Adaptation eine Erhöhung der Wachstumsraten bei tiefen Temperaturen wie es besonders bei den arktischen Isolat von *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* und *Urospora penicilliformis* (Bischoff und Wiencke 1993) sowie bei der endemisch arktischen Rotalge *Devalaraea ramentacea* (Novaczek *et al.* 1990, Bischoff und Wiencke 1993) deutlich wird. Dieser Schritt ist oft begleitet mit einer Zunahme der Reproduktionsraten bei niedrigen Temperaturen, wie es für Algen aus der temperierten Region von Südamerika gezeigt wurde (Peters und Breeman 1993), und mit dem Verlust der Fähigkeit zur Fortpflanzung und zum Wachstum bei hohen Temperaturen ($\geq 15-20\text{ °C}$). Dieses kann sich in einem Zeitraum von 3-2,5 Mio. Jahren entwickeln, wie es bei vielen Arten der Nordhemisphäre deutlich wird (Tabelle 3), die seit dieser Zeit niedrigen Temperaturen ausgesetzt sind. Für eine weitere Erniedrigung der Wachstums- und Reproduktionsbereiche (≤ 5 oder

10 °C), die bei einigen antarktisch-kalttemperierten und endemisch antarktischen Makroalgen nachgewiesen wurde, ist ein sehr viel längerer Zeitraum notwendig. Der letzte Schritt einer Anpassung an tiefe Temperaturen ist die Erniedrigung der UST. Der Verlust der Fähigkeit hohe Temperaturen (≥ 20 °C) überleben zu können kann bereits bei arktisch-kalttemperierten und endemisch arktischen Makroalgen sowie bei Algen aus der kalttemperierten Region Südamerikas beobachtet werden. Makroalgen aus der antarktischen Region zeigen jedoch eine sehr viel stärkere Absenkung der USTs (≤ 14 °C), was sich nur in sehr langen geologischen Zeiträumen zu entwickeln scheint. Ihnen stand ein Zeitraum von mindestens 14 Mio. Jahren für eine Anpassung an tiefe Temperaturen zur Verfügung und die starke Absenkung der USTs weist auf einen sehr frühen Kontakt mit den tiefen Temperaturen der antarktischen Region hin.

In Abb. 8 sind die bisher bekannten Temperaturansprüche von Makroalgen aus verschiedenen geographischen Regionen zusammengefaßt für beide Hemisphären dargestellt. Innerhalb der verschiedenen Verbreitungsgruppen lassen sich jeweils eine eurytherme und eine stenotherme Gruppe charakterisieren. Dabei wird deutlich, daß tropisch-stenotherme Arten nur Temperaturen über 18 °C tolerieren können, während polar-stenotherme Arten lediglich Temperaturen unter 10 °C überleben. Es tritt keine Überschneidung der Toleranzbereiche auf. Die Gruppen zwischen diesen Extremen können als Bindeglieder in der Entwicklung von Warm- zu Kaltwasserarten interpretiert werden.

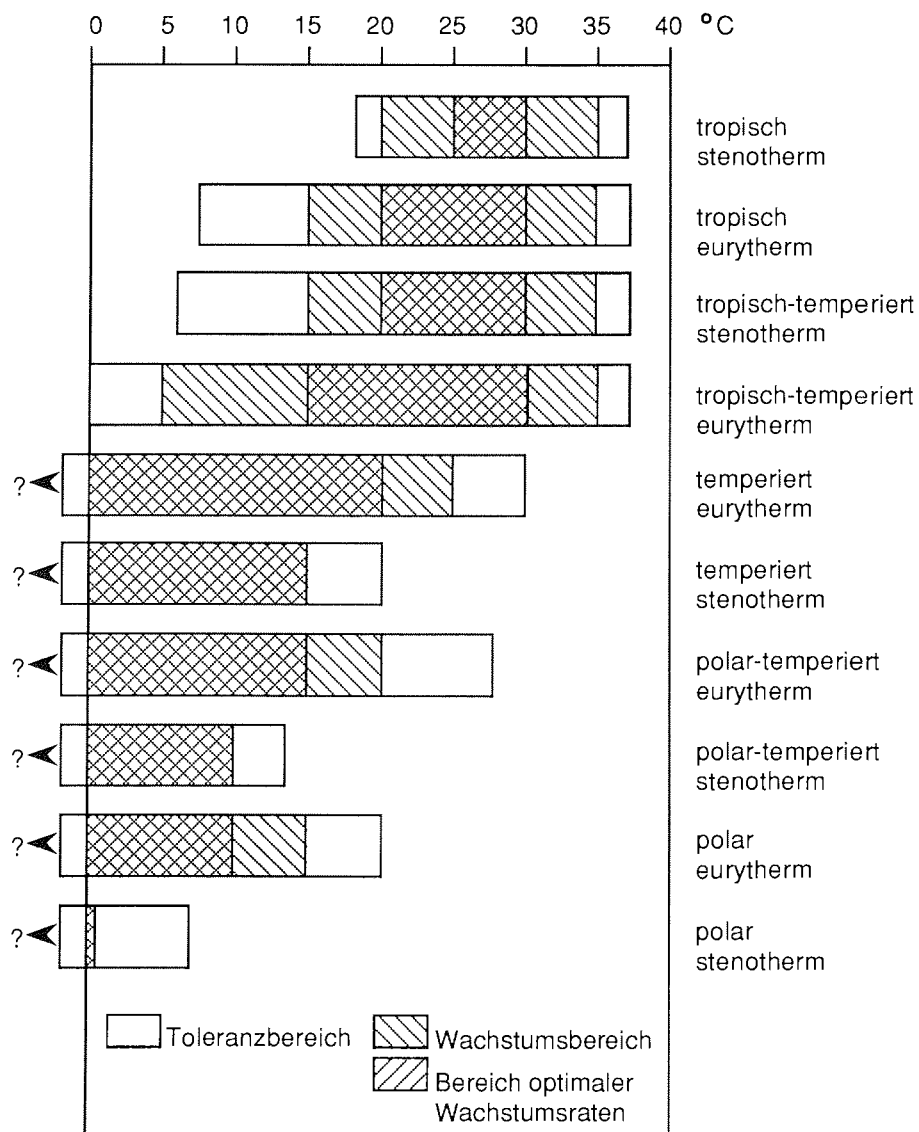


Abb. 8: Temperaturansprüche von Makroalgen verschiedener geographischer Regionen beider Hemisphären.

7 Schlußbetrachtung und Ausblick

Die Ergebnisse geben einen Einblick, welche große Zeiträume für eine genetisch fixierte Änderung der spezifischen Temperaturansprüche einer Art erforderlich sind. Die Temperaturgrenzen innerhalb derer eine Art wachsen und sich reproduzieren kann und die sie noch toleriert, sind größtenteils sehr deutlich ausgeprägt. So überlebt z.B. *Gymnogongrus antarcticus* noch für 14 Tage 19 °C und stirbt schon bei 20 °C ab. Sprunghafte Änderungen der Wassertemperatur führen daher zwangsläufig zu Verschiebungen der Verbreitungsgrenzen mariner Makroalgen. Sinkt die Wassertemperatur, wird das Areal tropischer Arten eingeeengt, wohingegen sich das Areal von Kaltwasseralgen äquatorwärts ausdehnt. Während einer solchen Abkühlungsphase während einer der letzten Eiszeiten war es z.B. heute bipolar verbreiteten Arten wie *Acrosiphonia arcta* und *Urospora penicilliformis* möglich, den Äquator zu überqueren und die gegenüberliegende Hemisphäre zu besiedeln. Die Kenntnis vom Temperaturbedarf der heute lebenden Arten erlaubt andererseits die Entwicklung von Szenarien, wie sich die Verbreitung von Algen angesichts möglicher zukünftiger globaler Klimaveränderungen wandelt. Bei einer Erwärmung der Temperaturen des Meerwassers um 2 °C (und gleichen Isothermenverläufen wie sie heute auftreten), würde sich beispielsweise die südliche Verbreitungsgrenze von *A. arcta* an der europäischen Küste, die heute etwa bei Lissabon (14 °C Winterisotherme) verläuft, um etwa 500 km nach Norden (etwa bis La Coruña, NW Spanien) verschoben. Die Konsequenzen solcher Veränderungen im Areal einzelner Algenarten für die verschiedenen Küstenökosysteme sind vielfältig. Für die Prognose der zukünftigen Entwicklung von Küstenökosystemen angesichts globaler Umweltveränderungen können Untersuchungen zum Temperaturbedarf ökologisch wichtiger Makroalgenarten wichtige Bausteine liefern.

7 Gesamtliteraturliste

- Abbott, I.A. (1989). Marine algae of the Northwest Hawaiian Islands. *Pacific Science* 43:223-33.
- Abbott, I.A. & Hollenberg, G.J. (1976). *Marine algae of California*. Stanford University Press, California, 827pp.
- Abbott, I.A. & Santelices, B. (1985). The marine algae of the Eastern Island. *Proc. Fifth Intern. Coral Reef Congress* 5: 71-5.
- Adams, N.M. & Nelson, W.A. (1985). Marine algae of the Three Kings Islands. *Nat. Mus. N. Z. Misc. Ser.* 13:1-29.
- Akatsuka, I. (1973). Marine algae of Ishigaki island and its vicinity in Ryukyu archipelago. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 21:39-42.
- Aleem, A.A. (1978). Contribution to the study of the marine algae of the Red Sea. III Marine algae from Obhor, in the vicinity of Jeddah, Saudi Arabia. *Bull. Fac. Sci. K.A.U. Jeddah* 2:99-118.
- Anderson, R.J. & Stegenga, H. (1989). Subtidal algal communities at Bird Island, Eastern Cape, South Africa. *Bot. Mar.* 32:299-311.
- Anderson, R.J. & Bolton, J.J. (1989). Growth and fertility, in relation to temperature and photoperiod, in South African *Desmarestia firma* (Phaeophyceae). *Bot. Mar.* 32:149-58.
- Arntz, W.E. (1986). The two faces of El Niño 1982-83. *Meeresforsch. Rep. mar. Res.* 31:1-46.
- Arntz, W.E., Brey, T. & Gallardo, V.A. (1994). Antarctic zoobenthos. Oceanography and marine biology. *Annu. Rev. Oceanogr. Mar. Biol.* 32:241-304.
- Arntz, W.E., Tarazona, J., Gallardo, V.A., Flores, L.A. & Salzwedel, H. (1991). Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. In Tyson, R.V. & Pearson, T.H. [Hrsg.]: *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*. Geological Society Special Publication No 58, 131-54pp.
- Baardseth, E. (1941). The marine algae of Tristan da Cunha. *Results Norw. Scient. Exped. Tristan da Cunha 1937-1938* 9:1-173.
- Balech, E. (1968). Benthic marine algae. *Am. Geogr. Soc. New York, Antarctic Map Folio Ser.* 10.
- Biebl, R. (1962). Temperaturreistenz tropischer Meeresalgen (Verglichen mit jener von Algen in temperierten Meeresgebieten). *Bot. Mar.* 4:241-54.

- Bienati, N.L. & Comes, R.A. (1971). Seasonal variation in the physico-chemical composition of sea water in Paradise Harbor - West Antarctica. In Costlow, J.D. Jr. [Hrsg.]: *Fertility of the Sea*. Gordon and Breach Science Publishers, New York, 51-69pp.
- Bischoff, B. & Wiencke, C. (1993). Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Disko Island (Greenland). *Helgoländer Meeresunters.* 47:167-91.
- Bolton, J.J. (1983). Ecoclinal variation in *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae) with respect to temperature growth optima and survival limits. *Mar. Biol.* 73:131-8.
- Bolton, J.J. & Anderson R.J. (1987). Temperature tolerance of two southern African *Ecklonia* species (Alariaceae, Laminariales) and of hybrids between them. *Mar. Biol.* 96:293-7.
- Bolton, J.J. & Lüning, K. (1982). Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture. *Mar. Biol.* 66:89-94.
- Børgesen, F. (1934). Some marine algae from the northern part of the Arabian sea with remarks on their geographical distribution. *Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser.* 11:1-74.
- (1953). Some marine algae from Mauritius. *Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser.* 21:1-65.
- Branch, M.L. (1974). Limiting factors for the gametophytes of three South African Laminariales. *Invest. Rep. Sea Fish. Branch S. Afr.* 104:1-38.
- Breeman, A.M. (1988). Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds: experimental and phenological evidence. *Helgoländer Meeresunters.* 42:199-241.
- (1990). Expected effects of changing seawater temperatures on the geographic distribution of seaweed species. In Beukema, J.J., Wolff, W.J. & Brouns, J.W.M. [Hrsg.]: *Expected Effects of Climatic Change on Marine Coastal Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 69-76pp.
- Breeman, A.M. & Pakker, H. (1994). Temperature ecotypes in seaweeds: Adaptive significance and biogeographic implications. *Bot. Mar.* 37:171-80.
- Brouwer, P.E.M., Geilen, E.F.M., Gremmen, N.J.M. & van Lent, F. (1995). Biomass, cover and zonation pattern of sublittoral macroalgae at Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica. *Bot. Mar.* 38:259-70.

- Burrows, E.M. (1991). *Seaweeds of the British Isles*, Vol. 2 Chlorophyta. Natural History Museum, London, 238pp.
- Cambridge, M.L., Breeman, A.M., van Oosterwijk, R. & van den Hoek, C. (1984). Temperature responses of some North Atlantic *Cladophora* species (Chlorophyceae) in relation to their geographic distribution. *Helgoländer Meeresunters.* 38:249-63.
- Cambridge, M.L., Breeman, A.M., Kraak, S. & van den Hoek, C. (1987). Temperature responses of tropical to warm temperate *Cladophora* species in relation to their distribution in the North Atlantic Ocean. *Helgoländer Meeresunters.* 41:329-54.
- Cambridge, M.L., Breeman, A.M. & van den Hoek, C. (1990). Temperature limits at the distribution boundaries of European and American warm temperate *Cladophora* species (Cladophorales; Chlorophyta) in the North Atlantic Ocean. *Bot. Mar.* 38:355-62.
- Chapman, V.J. (1956). The marine algae of New Zealand Part I: Myxophyceae and Chlorophyceae. *Journ. Linn. Soc. Bot.* 55:333-501, pls 24-50.
- (1969). The marine algae of New Zealand Part III: Rhodophyceae, Issue 1: Bangiophycidae and Florideophycidae (Nemalionales, Bonnemaisoniales, Gelidiales). In Chapman, V.J. [Hrsg.]: *The Marine Algae of New Zealand*. J. Cramer, Vaduz, 1-113pp.
- (1979). The marine algae of New Zealand Part III: Rhodophyceae Issue 4: Gigartinales. In Chapman, V.J. [Hrsg.]: *The marine algae of New Zealand*. J. Cramer, Vaduz, 279-510 pp.
- Chennubhotlam, V.S.K., Kaliaperumal, N., Kalimuthu, S., Ramalingam, J.R., Subbaramaiah, K., Rama Rao, K. & Subba Rao, P.V. (1990). Seaweed resources of the Tuticorin-Tiruchendur coast, Tamil Nadu, India. *J. mar. Ass. India* 32:146-9.
- Chiang, Y.-M. (1960). Marine algae of Northern Taiwan. *Taiwania* 7:51-75.
- (1962a). Marine algae collected from Penghu (Pescadores). *Taiwania* 8:167-79.
- (1962b). Marine algae of northern Taiwan. *Taiwania* 8:143-65.
- (1973). Studies on the marine flora of southern Taiwan. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 21:97-102.
- Clayton, M.N. (1986). Culture studies on the life history of *Scytothamnus australis* and *Scytothamnus fasciculatus* (Phaeophyta) with electron microscope observations on sporogenesis and gametogenesis. *Br. Phycol. J.* 21: 371-86.

- (1994). Evolution of the Antarctic marine benthic algal flora. *J. Phycol.* 30:897-904.
- Clayton, M.N., Wiencke, C. & Klöser, H. (1996). New records of temperate and subantarctic marine benthic algae from Antarctica. *Polar Biol.* (im Druck).
- CLIMAP Project Members (1981). *Seasonal Reconstructions of the Earth's Surface at the Last Glacial Maximum*. The Geological Society of America Map and Chart Service MC-36:1-18.
- Colhoun, E.A. & Goede A. (1973). A reconnaissance survey of the glaciation of Macquarie Island. *Pap. and Proc. R. Soc. Tasmania*, 108:1-19.
- Cordero, P.A. (1978). Phycological observations VI. Mangrove-associated algae from Aklan, Philippines. *Kalikasan, Philipp. J. Biol.* 7:275-96.
- Cormaci, M., Furnari, G. & Scammacca, B. (1992). The benthic algal flora of Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Bot. Mar.* 35:541-52.
- Crame, J.A. 1993. Latitudinal range fluctuations in the marine realm through geological time. *Trends Ecol. Evol.* 8:162-66.
- Cribb, A.B. (1983). *Marine algae of the southern Great Barrier Reef., Part I Rhodophyta*. Australian Coral Reef Society, Handbook 2, 175pp.
- Crowley, T.J. & North, G.R. (1991). *Paleoclimatology*. Oxford University Press, New York, 323pp.
- Dawes, C.J. (1974). *Marine algae of the west coast of Florida*. University of Miami Press, 201pp.
- Dawson, E.Y. (1954). Marine plants in the vicinity of the Institut Océanographique de Nha Trang, Viêt Nam. *Pacific Science* 8:373-469.
- (1961). Plantas marinas de la zona de las mares de el Salvador. *Pacific Naturalist* 2:388-461.
- Delépine, R. (1966). La végétation marine dans l'Antarctique de l'ouest comparée à celle des Iles Australes Françaises. *C.R. de la Société de Biogéographie Paris* 374:52-68.
- Delépine, R. & Asensi, A. (1976). Quelques données expérimentales sur l'éco physiologie de *Durvillaea antarctica* (Cham.) Hariot (Phéophycées). *Soc. Phycol. de France Bull.* 21:65-80.
- Delépine, R., Lamb, J.M. & Zimmermann, M.H. (1966). Preliminary report on the marine vegetation of the Antarctic Peninsula. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 5:107-16.
- Dellow, V. (1955). Marine algal ecology of the Hauraki Gulf, New Zealand. *Trans. Roy. Soc. N. Z.* 83:1-91.

- Drew, E.A. & Hastings, R.M. (1992). Year-round ecophysiological study of *Himantothallus grandifolius* (Desmarestiales, Phaeophyta) at Signy Island, Antarctica. *Phycologia* 31:262-77.
- Durairatnam, M. (1961). Contribution to the study of the marine algae of Ceylon. *Fish. Stat. Dept. Fish. Ceylon Bull.* 10:1-181.
- Edgar, G.J. (1987). Dispersal of faunal and floral propagules associated with drifting *Macrocystis pyrifera* plants. *Mar. Biol.* 95:583-92.
- Edwards, P. (1970). Illustrated Guide to the seaweeds and seagrasses in the vicinity of Port Aransas, Texas. *Contr. Mar. Science* 15:1-128.
- Etcheverry D.H. (1983). Algas bentónicas de la Antártica Chilena. *Instituto Antartico Chileno, Serie Científica INACH* 30:97-124.
- Flohn, H. (1984). Climate evolution in the southern Hemisphere and the equatorial region during the late cenozoic. In Vogel, J.C. [Hrsg.]: *Late Cainozoic Palaeoclimates of the Southern Hemisphere*. A.A. Balkema, Rotterdam, Boston, 5-20pp.
- Fortes, M.D. & Lüning, K. (1980). Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod. *Helgoländer Meeresunters.* 34:15-29.
- Gabrielson, P.W., Scagel, R.F. & Widdowson, T.B. (1989). *Keys to the Benthic Marine Algae and Seagrasses of British Columbia, Southeast Alaska, Washington and Oregon*. Phycological Contribution Number 4, Univ. of British Columbia, 187pp.
- Gerard, V.A. & Du Bois, K.R. (1988). Temperature ecotypes near the southern boundary of the kelp *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.* 97: 575-80.
- Gordon, A.L., Molinelli, E.J. & Baker, T.N. (1982). *Southern Ocean Atlas*. Columbia University Press, New York, Guildford, Surrey, 292pp.
- Graham, J.M. & Graham, L.E. (1987). Growth and reproduction of *Bangia atropurpurea* (Roth) C. Ag. (Rhodophyta) from the Laurentian Great Lakes. *Aquat. Bot.* 28:317-31.
- Grant-Meckie, J.A. (1979). Cretaceous- recent plate tektonic history and paleoceanographic development of the Southern Hemisphere. *N. Z. DSIR Information Ser.* 137:27-42.
- Guiry, M.D., Tripodi, G. & Lüning, K. (1987). Biosystematics, genetics and upper temperature tolerance of *Gigartina teedii* (Rhodophyta) from the Atlantic and Mediterranean. *Helgoländer Meeresunters.* 41:283-95.

- Hall, K. (1979/1980). Late glacial ice cover and palaeotemperatures on subantarktic Marion Island. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 29:243-59.
- Hay, C.H., Adams, N.M. & Parsons, M.J. (1985). The marine algae of the sub Antarctic islands of New Zealand. *Nat. Mus. N. Z. Misc. Ser.* 11:1-70.
- Hempel, G. (1987). Die Polarmeere - ein biologischer Vergleich. *Polarforschung* 57:173-89.
- Heywood, R.B. & Whitaker, T.M. (1984). The Antarctic marine flora. In Laws, R.M. [Hrsg.]: *Antarctic Ecology Vol. 2*. Academic Press, London, 373-419pp.
- Jaasund, E. (1977a). Marine Algae in Tanzania VII. *Bot. Mar.* 20:415-25.
- (1977b). Marine Algae in Tanzania VIII. *Bot. Mar.* 20:509-20.
- Karsten, U., Koch, S., West, J.A. & Kirst, G.O. (1996). Physiological responses of the eulittoral macroalga *Stictosiphonia hookeri* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) from Argentina and Chile: salinity, light and temperature acclimation. *Eur. J. Phycol.* (im Druck).
- Karsten, U., West, J.A. & Ganesan, E.K. (1993). Comparative physiological ecology of *Bostrychia moritziana* (Ceramiales, Rhodophyta) from freshwater and marine habitats. *Phycologia* 32:401-9.
- Klöser, H., Ferreyra, G., Schloss, I., Mercuri, G., Laturmus, F. & Curtosi, A. (1993). Seasonal variation of algal growth conditions in sheltered Antarctic bays: the example of Potter Cove (King George Island, South Shetlands). *J. Mar. Systems* 4:289-301.
- Klöser, H., Quartino, M.L. & Wiencke, C. (1996). Distribution of macroalgae and macroalgal communities in gradients of physical conditions in Potter Cove, Antarctica. *Hydrobiologia* 333:1-17.
- Knox, G.A. & Lowry, J.K. (1978). A comparison between the benthos of the Southern Ocean and the North Polar Ocean with special reference to the Amphipoda and the Polychaeta. In Dunbar, J.M. [Hrsg.]: *Polar Oceans. Proceedings of the SCOR/SCAR Polar Ocean Conference, Montreal. 1974*, 423-62pp.
- Kornmann, P. (1966). *Hormiscia* neu definiert. *Helgoländer Meeresunters.* 13:408-25.
- Kornmann, P. & Sahling, P.-H. (1983). *Meeresalgen von Helgoland*. Veränderter Neudruck. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, 289pp.
- Kowalewski, J. & Wielbinska, D. (1983). Characteristics of variation of meteorological elements in Ezcurra Inlet during the Polish Academy of Sciences`

- second Antarctic expedition from 20 December 1977 to 16 March 1978. *Oceanology* 15:7-19.
- Kylin, H. & Skottsberg, C.J.F. (1919). Zur Kenntnis der Subantarktischen und Antarktischen Meeresalgen, II. Rhodophyceen. *Wiss. Ergebn. d. schwed. Südpolar-Exped. 1901-1903* 4:1-88.
- Kjellman, F.R. (1883). The algae of the Arctic Sea. *K. Sv. Vet.-Akad. Handl.* 20: 1-350.
- Lamb, I.M., Zimmermann, M.H. (1977). Benthic marine algae of the Antarctic Peninsula. *Ant. Res. Ser., 23, Biology of the Antarctic Seas V*, Paper V 129-229.
- Lawson, G.W. & John, D.M. (1987). The marine algae and coastal environment of Tropical West Africa. *Nova Hedwigia* 93:1-415.
- Lee, H.B. & Lee, I.K. (1981). Flora of benthic marine algae in Gyeonggi Bay, western coast of Korea. *Korean J. Bot.* 24:107-38.
- Lewis, J.E. & Norris, N. (1987). A history and annotated account of the benthic marine algae of Taiwan. *Smithsonian contributions to the marine science* 29:1-24.
- Levring, T. (1945). Marine algae from some Antarctic and Subantarctic Islands. *Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd.* 241:1-36.
- (1960). Contribution to the marine algal flora of Chile. *Lunds Univ. Årsskrift, N.F. Avd.* 256:1-85.
- Lipski, M. (1987). Variations of physical conditions, nutrients and chlorophyll a contents in Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands, 1979). *Pol. Polar Res.* 8:307-32.
- Lüning, K. (1981). Photomorphogenesis of reproduction in marine macroalgae. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 94:401-17.
- (1984). Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgoländer Meeresunters.* 38:305-17.
- (1985). *Meeresbotanik: Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen*. Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 375pp.
- (1990). *Seaweeds*. John Wiley & Sons, Inc., New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 527pp.
- Lüning, K. & Freshwater, W. (1988). Temperature tolerance of northeast Pacific marine algae. *J. Phycol.* 24:310-5.

- Lüning, K. & tom Dieck, I. (1989). The distribution and evolution of the Laminariales: North Pacific - Atlantic relationships. In Garbary, D.J. & South, G.R. [Hrsg.]: *Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic*. NATO ASI Series, G 22., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 187-204pp.
- McLachlan, J. & Bird, C.J. (1984). Geographical and experimental assessment of the distribution of *Gracilaria* species (Rhodophyta: Gigartinales) in relation to temperature. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 38:319-34.
- Mercer, J.H. (1983). Cenozoic glaciation in the Southern Hemisphere. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 11:99-132.
- Miller, K.A. & Pearse, J.S. (1991). Ecological studies of seaweeds in McMurdo Sound, Antarctica. *Am. Zool.* 31:35-48.
- Moe, R.L. & DeLaca, T.E. (1976). Occurrence of macroscopic algae along the Antarctic Peninsula. *Ant. J.* 11:20-4.
- Nakahara, H. (1984). Alternation of generations of some brown algae in unialgal and axenic cultures. *Scientific papers of the Institute of Algological Research, Faculty of Science, Hokkaido University* 7:77-194.
- Nelson, W.A. & Adams, N.M. (1987). Marine algae of the Bay of Islands area. *Nat. Mus. N. Z. Misc. Ser.* 16:1-47.
- Nelson, W.A., Adams, N.M. & Fox, J.M. (1992). Marine algae of the Northern South Island. *Nat. Mus. N. Z. Misc. Ser.* 26:1-79.
- Nelson, W.A., Adams, N.M. & Hay, C.H. (1991). Marine algae of the Chatham Islands. *Nat. Mus. N. Z. Misc. Ser.* 23:1-58.
- Norton, T.A. (1977). Experiments on the factors influencing the geographical distribution of *Saccorhiza polyschides* and *Saccorhiza dermatodea*. *New Phytol.* 78: 625-35.
- Novaczek, I. (1984). Response of gametophytes of *Ecklonia radiata* (Laminariales) to temperature in saturating light. *Mar. Biol.* 82:241-45.
- Novaczek, I., Bird, C.J. & McLachlan, J. (1986). The effect of temperature on development and reproduction in *Chorda filum* and *C. tomentosa* (Phaeophyta, Laminariales) from Nova Scotia. *Can. J. Bot.* 64: 2414-20.
- Novaczek, I. & Breeman, A.M. (1990). Thermal ecotypes of amphi-Atlantic algae. II. Cold-temperate species (*Furcellaria lumbricalis* and *Polyides rotundus*). *Helgoländer Meeresunters.* 44:475-85.
- Novaczek, I., Breeman, A.M. & van den Hoek, C. (1989). Thermal tolerance of *Stypocaulon scoparium* (Phaeophyta, Sphacelariales) from eastern and

- western shores of the North Atlantic Ocean. *Helgoländer Meeresunters.* 43:183-93.
- Novaczek, I., Lubbers, G.W. & Breeman, A.M. (1990). Thermal ecotypes of amphi-Atlantic algae. I. Algae of Arctic to cold-temperate distribution (*Chaetomorpha melagonium*, *Devaleraea ramentacea* and *Phycodrys rubens*). *Helgoländer Meeresunters.* 44: 459-74.
- Ogawa, H. & Lewmanomont, K. (1984). The red algal subclass Bangiophycidae of Thailand. *Kasetsart Univ. Fish. Res. Bull.* 15:1-21.
- Ohno, M. (1984). Culture of an Antarctic seaweed, *Phyllophora antarctica* (Phyllophoraceae, Rhodophyceae). In Hoshiai, T. & Fukuchi, M. [Hrsg.]: Proc. of the 6th Symp. on Polar Biology. Nat. Inst. of Polar Research, Tokyo. *Mem. Natn. Inst. Polar Res. Tokyo* (Spec. Issue) 32:112-6.
- Pakker, H. & Breeman, A.M. (1996). Temperature responses of tropical to warm-temperate Atlantic seaweeds. II. Evidence for ecotypic differentiation in amphi-Atlantic-Tropical-Mediterranean species. *Eur. J. Phycol.* 31:133-41.
- Pakker, H., Breeman, A.M., Prud'homme van Reine, W.F. & van den Hoek, C. (1995). A comparative study of temperature responses of Caribbean seaweeds from different biogeographic groups. *J. Phycol.* 31:497-515.
- Pakker, H., Breeman, A.M., Prud'homme van Reine, W.F., van Oppen, M.J.H. & van den Hoek, C. (1996a). Temperature responses of tropical to warm-temperate Atlantic seaweeds. I. Absence of ecotypic differentiation in Amphi-Atlantic-Tropical-Canary Islands species. *Eur. J. Phycol.* 31:123-32.
- Pakker, H., Klerk, H., Olsen, J.L. & Breeman, A.M. (1996b). Evolutionary and ecological differentiation in the pantropical to warm-temperate seaweed *Digenea simplex* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 32:250-7.
- Pakker, H., Prud'homme van Reine, W.F. & Breeman, A.M. (1994). Temperature responses and evolution of thermal traits in *Cladophoropsis membranacea* (Siphonocladales, Chlorophyta). *J. Phycol.* 30:777-83.
- Papenfuss, G.F. (1964). Catalogue and bibliography of Antarctic and Subantarctic benthic marine algae. *Am. Geophys. Union, Ant. Res. Ser.* 1:1-76.
- Pedersen, P.M. (1976). Marine benthic algae from southernmost Greenland. *Meddr. Grønland* 199:1-79.
- Pedrini, A. de Gusmão (1992). Catálogo de espécies, ocorrência geográfica e bibliografia das algas marinhas bentônicas das Ilhas Shetland do Sul, Antártica. *Arquivos Jardim Botânico Rio de Janeiro* 31:103-20.

- Peters, A.F. (1991). Primer registro de *Striaria attenuata* (Phaeophyceae, Dictyosiphonales) en Sudamerica, y su ciclo de vida en cultivos de laboratorio. *Revta chil. Hist. nat.* 64:261-9.
- (1992). Culture studies on the life history of *Dictyosiphon hirsutus* (Dictyosiphonales, Phaeophyceae) from South America. *Br. Phycol. J.* 27:177-83.
- Peters, A.F. & Breeman, A.M. (1992). Temperature responses of disjunct temperate brown algae indicate long-distance dispersal of microthalli across the tropics. *J. Phycol.* 28:428-38.
- (1993). Temperature tolerance and latitudinal range of brown algae from temperate Pacific South America. *Mar. Biol.* 115:143-50.
- Peters, A.F. & Müller, D.G. (1986). Life history studies - a new approach to the taxonomy of ligulate species of *Desmarestia* (Phaeophyceae) from the Pacific coast of Canada. *Can. J. Bot.* 64:2192-6.
- Pickard, J., Selkirk, P.M. & Selkirk, D.R. (1983). Holocene climates of the Vestfold Hill, Antarctica, and Macquarie Island. *SASQUA International Symposium*:173-182.
- Provasoli, L. (1968). Media and prospects for cultivation of marine algae. In Watanabe, A. & Hattori, A. [Hrsg.]: *Cultures and collections of algae*. Jap. Soc. Plant Physiol, Tokyo, 47-74pp.
- Pujals, C. (1963). Catalogo de Rhodophyta citadas para la Argentina. Revista del Museo Argentino de ciencias naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigacion de las ciencias naturales. *Ciencias Botánicas* 3:1-139.
- Rakusa-Suszczewski, S. (1980). Environmental conditions and the functioning of Admiralty Bay (South Shetland Islands) as a part of the near shore Antarctic ecosystem. *Pol. Polar Res.* 1:11-27.
- Ramirez, M.E. (1986). Lista sistematica de algas bentónicas antárticas depositas en el Musco Nacional de Historia Natural de Santiago Chile. *Ser. Cient. INACH* 34:57-65.
- Ramirez, M.E., Müller, D.G. & Peters, A.F. (1986). Life history and taxonomy of two populations of ligulate *Desmarestia* (Phaeophyceae) from Chile. *Can. J. Bot.* 64: 2948-54.
- Ricker, R.W. (1987). *Taxonomy and biogeography of Macquarie Island seaweeds*. British Museum (Natural History), London, 344pp.

- Rietema, H. (1991). Evidence for ecotypic divergence between *Phycodrys rubens* populations from the Baltic Sea and North Sea. *Bot. Mar.* 34:375-81.
- Rueness, J. & Tanager, T. (1984). Growth in culture of four red algae from Norway with potential for mariculture. *Hydrobiologia* 116/117: 303-7.
- Russell, G. (1986). Variation and natural selection in marine macroalgae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 24:309-77.
- (1987). Spatial and environmental components of evolutionary change: interactive effects of salinity and temperature on *Fucus vesiculosus* as an example. *Helgoländer Meeresunters.* 41:371-6.
- (1988). The seaweed flora of a young semi-enclosed sea: The Baltic. Salinity as a possible agent of flora divergence. *Helgoländer Meeresunters.* 42:243-50.
- Santelices, B. (1980). Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia* 19:1-12.
- (1988). *Algas marinas de Chile*. Ediciones Universidad Catolica de Chile, 399pp.
- Santelices, B. & Abbott, I.A. (1978). New records of marine algae from Chile and their effect on phytogeography. *Phycologia* 17:213-22.
- Scagel, R.F. (1957). An annotated bibliography of the marine algae of British Columbia and Northern Washington including keys to genera. *Bull. Nat. Mus. Can.* 150:1-289.
- Scagel, R.F., Gabrielson, P.W., Garbary, D.J., Golden, L., Hawkes, M.W., Lindstrom, S.C., Oliveira, J.C. & Widdowson, T.B. (1989). *A Synopsis of the benthic marine algae of British Columbia, Southeast Alaska, Washington and Oregon*. Phycological Contribution Number 3, Univ. of British Columbia, 532pp.
- Schopf, T.J.M. (1980). *Paleoceanography*. Harvard University Press, Cambridge 341pp.
- Seagrief, S.C. (1984). A catalogue of South African green, brown and red marine algae. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa*, 47: 1-72.
- Simons, R.H. (1976). Seaweeds of Southern Africa: Guide-lines for their study and identification. *Fish. Bull. S. Afr.* 7:1-113.
- South, G.R. (1984). A checklist of marine algae of eastern Canada. 2nd edition. *Can. J. Bot.* 62:680-704.

- South, G.R. & Tittley, I. (1986). *A checklist and distribution index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean*. Huntsman Marine Laboratory and British Museum (Natural History), St. Andrews, London, 76pp.
- Skottsberg, C.J.F. (1923). Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907-1909, IX. Marine Algae, 2. Rhodophyceae. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 63:1-70.
- (1941). Communities of marine algae in Subantarctic and Antarctic waters. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 19:1-92.
- (1953). On two collections of Antarctic marine algae. *Arkiv för Botanik* 2:531-66.
- (1964). Antarctic phycology. *Comptes rendues Premier Symp. Biol. Ant., Paris 1962*, Hermann, Paris, 147-54pp.
- Stache, B. (1993). Kreuzungsexperimente bei Braunalgen. Vergleich von Lokalpopulationen des Kosmopoliten *Ectocarpus siliculosus*. PhD. Thesis Hartung-Gorre-Verlag, Konstanz, 107pp.
- Stam, W.T., Bot, P.V.M., Boele-Bos, S.A., van Rooij, J.M. & van den Hoek, C. (1988). Single-copy DNA-DNA hybridizations among five species of *Laminaria* (Phaeophyceae): phylogenetic and biogeographic implications. *Helgoländer Meeresunters.* 42:251-67.
- Stein, J.R. [Hrsg.] (1973). *Handbook of phycological methods, culture methods and growth measurements*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sidney, 448pp.
- Taylor, W.R. (1939). Algae collected by the "Hassler", "Albatross" and Schmitt Expeditions II. Marine algae from Uruguay, Argentina, the Falkland Islands, and the Strait of Magellan. *Papers Mich. Acad. Sc. Arts. Lett.* 24:127-64, pls. 1-7.
- (1945). Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Papers Mich. Acad. Sc. Arts. Lett.* 31:57-90, pls 1-14.
- (1947). Algae collected by the "Hassler", "Albatross" and Schmitt Expeditions III. Marine algae from Peru and Chile. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 12:1-520.
- (1979). Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. *Univ. of Michigan, Studies Scientific Series* 21:1-870.
- Thiede, J. (1986). *Zur geologischen Geschichte der Polarmeere und ihrer Wassermassen*. Geol. Paläontol. Inst. Univ. 312pp.

- Thomas, D.N. & Kirst, G.O. (1991). Salt tolerance of *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.: comparison of gametophytes, sporophytes and isolates of different geographic origin. *Bot. Acta* 104:26-36.
- tom Dieck, I. (1989). Vergleichende Untersuchungen zur Ökophysiologie und Kreuzbarkeit innerhalb der digitaten Sektion der Gattung *Laminaria* Lamouroux (Phaeophyceae). Universität Hamburg, 168pp.
- (Bartsch) (1992). North Pacific and North Atlantic digitate *Laminaria* species (Phaeophyta): hybridization experiments and temperature responses. *Phycologia* 31:147-63.
- (Bartsch) (1993). Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (Laminariales, Phaeophyta): ecological and biogeographical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100:253-64.
- tom Dieck, I. (Bartsch) & Oliveira, E.C. (1993). The section Digitatae of the genus *Laminaria* (Phaeophyta) in the northern and southern Atlantic: crossing experiments and temperature responses. *Mar. Biol.* 115:151-60.
- Tseng, C.K. [Hrsg.] (1983). *Common seaweeds of China*. Science Press, Beijing, 316pp.
- Tureson, G. (1922). The genotypical response of plant species to the habitat. *Hereditas* 3:211-350.
- U.S. Navy Marine Climatic Atlas of the World. Volume IX: World-wide Means and Standard Deviation. (1981). Naval Oceanography Command Detachment, Ashville, North Carolina.
- Van den Hoek, C. (1982a). The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biol. J. Linn. Soc.* 18: 81-144.
- (1982b). Phytogeographic distribution groups of benthic marine algae in the North Atlantic Ocean. A review from the experimental evidence from life histories. *Helgoländer Meeresunters.* 35:153-214.
- (1987). The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoländer Meeresunters.* 41:261-72.
- Van den Hoek, C. & Breeman, A.M. (1989). Seaweed biogeography of the North Atlantic: Where are we now? In Garbary, D.J. & South, G.R. [Hrsg.]: *Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic*, NATO ASI Series, Vol. G 22, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 57-86pp.
- Van den Hoek, C., Breeman, A.M. & Stam, W.T. (1990). The geographic distribution of seaweed species in relation to temperature: Present and

- past. In Beukema, J.J., Wolff, W.J. & Brouns, J.W.M. [Hrsg.]: *Expected Effects of climatic changes on marine coastal ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 55-67pp.
- Van Oppen, M.J.H. (1995). *Tracking Trails Cracking Codes. Molecular biogeography and evolution of benthic cold-water seaweeds*. University of Groningen, Ponsen & Looijen BV, Wageningen, 163pp.
- Van Oppen, M.J.H., Diekmann, O.E., Wiencke, C., Stam, W.T. & Olsen, J.L. (1994). Tracking dispersal routes: phylogeography of the arctic-antarctic disjunct seaweed species *Acrosiphonia arcta* (Acrosiphoniales, Chlorophyta). *J. Phycol.* 30:67-80.
- Van Oppen, M.J.H., Olsen, J.L., Stam, W.T., van den Hoek, C. & Wiencke, C. (1993). Arctic-Antarctic disjunctions in the benthic seaweeds *Acrosiphonia arcta* (Chlorophyta) and *Desmarestia viridis/willii* (Phaeophyta) are of recent origin. *Mar. Biol.* 115:381-6.
- Waaland, J.R. (1977). *Common Seaweeds of the Pacific Coast*. Douglas, Vancouver, 120pp.
- Wagner, H.P. & Zaneveld, J.S. (1988). The Xanthophyceae and Chlorophyceae of the western Ross Sea, Victoria Land, Antarctica and Macquarie Island collected under the direction of Prof. Dr. J.S. Zaneveld (1963-1967). *Blumea* 33:141-80.
- West, J.A., Zuccarello, G.C. & Karsten, U. (1996). Reproductive biology of *Stictosiphonia hookeri* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) from Argentina, Chile, South Africa and Australia in laboratory culture. *Hydrobiologia* (im Druck).
- Westermeier, R., Gómez, I., Rivera, P.J. & Müller, D.G. (1992). Macroalgas marinas antárticas: distribución, abundancia y necromasa en isla Rey Jorge, Shetland del Sur, Antártica. *Ser. Cient. INACH* 42:21-34.
- Weykam, G., Gomez, I., Wiencke, C., Iken, K. & Klöser, H. (1996). Photosynthetic characteristics and C:N ratios of macroalgae from King George Island (Antarctica). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (im Druck).
- Wiencke, C. & Fischer, G. (1990). Growth and stable carbon isotope composition of cold-water macroalgae in relation to light and temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65:283-92.
- Wiencke, C., Rahmel, J., Karsten, U., Weykam, G. & Kirst, G. O. (1993). Photosynthesis of marine macroalgae from Antarctica: light and temperature requirements. *Bot. Acta* 106:78-87.

- Wiencke, C. & tom Dieck, I. (1989). Temperature requirements for growth and temperature tolerance of macroalgae endemic to the Antarctic region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54:189-97.
- (1990). Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Southern Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59:157-70.
- Womersley, H.B.S. (1984). *The marine benthic flora of Southern Australia*, Part I. South Australia Govern. Print. Div., Adelaide, 329pp.
- Wynne, M.J. (1982). Observations on four species of Delesseriaceae (Rhodophyta) from the South Sandwich Islands, the Antarctic. *Contr. Univ. Mich. Herb.* 15:325-37.
- (1986a). A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic. *Can. J. Bot.* 64:2239-81.
- (1986b). Report on a collection of benthic marine algae from the Namibian coast (southwestern Africa). *Nova Hedwigia* 43:311-55.
- Xia, B. & Bartsch, I. (1996). Studies on marine plants from Hainan, P.R. China. (in Vorbereitung).
- Yarish, C., Breeman A.M. & van den Hoek, C. (1984). Temperature, light, and photoperiod responses of some Northeast American and West European endemic rhodophytes in relation to their geographic distribution. *Helgoländer Meeresunters.* 38:273-304.
- (1986). Survival strategies and temperature responses of seaweeds belonging to different biogeographic distribution groups. *Bot. Mar.* 29:215-30.
- Yarish, C., Kirkman, H. & Lüning, K. (1987). Lethal exposure times and preconditioning to upper temperature limits of some temperate North Atlantic red algae. *Helgoländer Meeresunters.* 41:323-7.
- Yoshida, T., Nakajima, Y. & Nakata, Y. (1985a). Preliminary check-list of marine benthic algae of Japan. I. Chlorophyceae and Phaeophyceae. *Jap. J. Phycol.* 33:57-74.
- (1985b). Preliminary check-list of marine benthic algae of Japan. I. Rhodophyceae. *Jap. J. Phycol.* 33:249-75.
- Zaneveld, J.S. (1968). Benthic marine algae, Ross Island to Balleny Islands. *Am. Geogr. Soc. N.Y. Antarctic Map Folio Ser.* Folio 10:1-12, pl. 13.

Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Priv.- Doz. Dr. C. Wiencke für die interessante Themenstellung und die Freiheit, das Thema nach eigenen Vorstellungen umzusetzen. Über das in mich und meine Arbeit gesetzte Vertrauen habe ich mich sehr gefreut. Durch seine ausgezeichnete Betreuung, seine ständige Diskussionsbereitschaft und hilfreiche Kritik habe ich sehr viel lernen können.

Herrn Prof. Dr. G. O. Kirst bin ich für die freundliche Unterstützung und für die Übernahme des Koreferats sehr dankbar.

Dem Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven, danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes.

Herzlich bedanken möchte ich mich auch bei den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Alfred-Wegener-Institutes sowie den Wissenschaftlern/innen anderer Institute, mit denen ich während meiner Dissertation zusammenarbeiten konnte und denen ich viele Hilfen, Anregungen und Ratschläge zu verdanken habe. Dabei möchte ich besonders nennen I. Bartsch, M. Bischoff, A. Breeman, I. Lukeit, P. Kadel, H. Klöser, A. Peters, C. Pichler-Dieckmann, H. Schwarz, D. Thomas und B. Xia. Desweiteren danke ich den Mitgliedern der Arbeitsgruppe „Makroalgen“ sehr herzlich für die nette, freundschaftliche Atmosphäre, die Hilfsbereitschaft und die Diskussionen in den verschiedenen Phasen dieser Arbeit. Dabei möchte ich mich ganz besonders bei C. Langreder und G. Weykam bedanken. Für die hilfreiche Kritik am Manuskript und die Aufmunterungen während der "letzten Phase des Zusammenschreibens" gilt mein besonderer Dank U. Karsten.

Für die Ermöglichung der China-Expedition möchte ich mich bei der Max-Planck-Gesellschaft (München), der Academia Sinica (Beijing), der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft (Frankfurt a. M.), dem Alfred-Wegener-Institut (Bremerhaven) und der Biologischen Anstalt Helgoland (Hamburg) bedanken. Desweiteren gilt mein Dank allen Expeditionsteilnehmern, besonders M. Türkay (Forschungsinstitut Senckenberg) und L. Riuyu (Academia Sinica).

C. Wiencke, M. Clayton, H. Klöser, I. Bartsch, K. Lüning, J. Olsen, M. van Oppen, I. Novaczek, K. Gunnarson, H. Kawai sowie A. Peters danke ich für die Bereitstellung einzelner Algenisolate und M.J. Wynne, G.M. Lokhorst, P.M. Pedersen und C. van den Hoek für die Nachbestimmung einzelner Algenarten.

Bei Corinna Dahm, Christina Langreder und Gaby Weykam möchte ich mich herzlich dafür bedanken, daß sie auch während meiner Tiefpunkte für mich da waren.

Meinem Mann Heinz-Wilhelm Bäsman danke ich herzlich für seine liebevolle Unterstützung.

Besonders herzlich danke ich meinen Eltern.

Ihnen ist diese Arbeit gewidmet.

